Zitteliana	9	37–80	München, 1. September 1982	ISSN 0373 – 9627

Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern)

von

WU WENYU*

Mit 16 Abbildungen im Text, 3 Tabellen und 3 Tafeln

KURZFASSUNG

Von der neuen Kleinsäuger-Fundstelle Puttenhausen (Niederbayern) werden die Cricetiden (5 Gattungen, 8 Arten) beschrieben. Auf Grund des reichen Materials werden neue Erkenntnisse über die Morphologie, Phylogenie und Biostratigraphie von *Megacricetodon germanicus, Democricetodon gracilis* und *Eumyarion* vorgelegt. Das Auftreten der Art *Anomalomys minor* im Zusammenhang mit den übrigen Elementen deutet auf eine Einstufung der Fauna in MN 5/6 – oberes Orleanium oder unteres Astaracium – hin.

ABSTRACT

The cricetids (five genera, eight species) from the new micromammal locality in Lower Bavaria – Puttenhausen – are described. Based on the rich material new information on morphology, phylogeny, and biostratigraphy of *Megacricetodon germanicus, Democricetodon gracilis*, and *Eumyarion* is delivered. The presence of *Anomalomys minor* together with the other elements enables an age determination of the fauna : MN 5/6 – Upper Orleanian or Lower Astaracian.

INHALT

* WU WENYU, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleonthropology, Academia Sinica, P. O. Box 643, Beijing (28), VR China.

1. EINLEITUNG

Im Miozän Europas gehören die Cricetiden zu den häufigsten Kleinsäugetieren. Sie haben teilweise erhebliche Bedeutung bei der zeitlichen Zuordnung von Wirbeltierfaunen. Dementsprechend befaßten sich in den vergangenen 10–15 Jahren mehrere Autoren intensiv mit dem ständig neu entdeckten Material. Obwohl die Geschichte der Cricetiden des europäischen Jungtertiärs inzwischen recht gut bekannt ist, gibt es immer noch offene Fragen und Probleme zur Phylogenie, Biostratigraphie und Paläobiogeographie dieser Gruppe, welche nur durch neues Material schrittweise geklärt werden können.

In diesem Zusammenhang ist die Fundstelle Puttenhausen aus der Oberen Süßwasser-Molasse (OSM) Süddeutschlands (Fahlbusch & Wu 1981) von Bedeutung, da sie neben anderen Kleinsäugern auch ein reiches Material an Cricetiden geliefert hat. Diese Fundstelle belegt einen Zeitabschnitt, aus dem die Cricetiden in Süddeutschland bisher nur schlecht dokumentiert waren. Nach der Gesamtfauna kann das Alter als oberes Orleanium (oder unteres Astaracium) – MN 5/6 – bestimmt werden.

Aus dieser Fauna wird in der vorliegenden Arbeit die Gruppe der Cricetiden genauer untersucht. Wegen der besonderen stratigraphischen Bedeutung werden hier auch die beiden Einzelzähne von *Neocometes* (Cricetidae: Platacanthomyinae) und *Anomalomys* (bisher den Cricetidae zugerechnet, nach Fejfar ein Vertreter der Spalacidae) mit beschrieben.

Die in der Arbeit verwendete Terminologie der Zahnmorphologie ist, wenn nicht anders angegeben, im wesentlichen die von Mein & Freudenthal (1971). Bei der stratigraphischen Zuordnung der Faunen folge ich der heute allgemein anerkannten Gliederung in MN-Einheiten nach Mein 1975 und den Empfehlungen des Internationalen Symposiums München 1975 (Fahlbusch 1976).

Die Vermessung der Zähne erfolgte mit dem elektronischen Längenmeßgerät Wild/Censor bei 25-facher Vergrößerung und gibt immer die größte Länge bzw. Breite an. Die fotografischen Aufnahmen wurden am Raster-Elektronenmikroskop Leitz AMR 1200 aufgenommen. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Wild-Zeichenspiegels von der Verfasserin angefertigt. Zeichnungen und Tafelfiguren wurden alle im gleichen Maßstab (×25) wiedergegeben. Das gesamte Material wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, unter der Sammelnummer 1979 XVI aufbewahrt.

Die Einarbeitung in das Arbeitsthema und die Untersuchung des Materials von Puttenhausen erfolgte in den Jahren 1980–81 und wurde mir durch ein Stipendium der Friedrich-Ebert-Stiftung, Bonn-Bad Godesberg, ermöglicht, wofür ich an dieser Stelle meinen großen Dank aussprechen möchte. Ebenso bedanke ich mich sehr herzlich für die großzügige Übernahme der Kosten zum Druck dieser Arbeit durch die Friedrich-Ebert-Stiftung.

Dank gebührt Herrn Prof. Dr. H. Tobien, Mainz, durch dessen Empfehlung ich bei Herrn Prof. Dr. V. Fahlbusch das Studium der Kleinsäuger durchführen konnte. Mein besonderer und herzlicher Dank gilt Herrn Prof. Dr. V. Fahlbusch, meinem hochverehrten Lehrer, der mir das reichhaltige Material überließ und mich in das Arbeitsgebiet der Kleinsäugetierpaläontologie einarbeitete, mein Studium durch vielfältige Hilfe förderte und die Untersuchungen mit ständigem Interesse verfolgte.

Herr Prof. Dr. D. Herm, der Direktor des Instituts für Paläontologie und historische Geologie der Universität München, ermöglichte mir durch die großzügige Bereitstellung eines Arbeitsplatzes sowie die Erlaubnis zur Benützung der Institutseinrichtungen die Fertigstellung der Arbeit am Institut. Ihm gilt mein herzlicher Dank.

Herrn Dr. B. Engesser, Basel, bin ich für die gastfreundliche Aufnahme während meiner Besuche im Naturhistorischen Museum Basel, für Ausleihen des kostbaren Vergleichsmaterials und für seine zahlreichen wertvollen Anregungen, Hinweise und Informationen zu großem Dank verpflichtet.

Herrn Dr. O. Fejfar, Prag, verdanke ich das Vergleichsmaterial von *Eumyarion* aus der Tschechoslowakei und die wertvollen Anregungen und Diskussionen während seines wissenschaftlichen Aufenthaltes in München.

Dank sagen möchte ich auch Herrn M. Schötz, Lichtenhaag, der sehr freundlich und großzügig war, mir sein unveröffentlichtes Material und seine Manuskripte zu zeigen und Vergleichsmaterial auszuleihen.

Zahlreichen weiteren Personen wie Frau S. Abusch, die mein deutsches Manuskript korrigierte, Frau R. Liebreich, den Herren K. Dossow und F. Höck, die sich um die Fertigstellung der Fotos und Abbildungen bemühten, Herrn A. Schönfeld und Herrn L. Bimmer, die für die Aufbereitung des Materials zuständig waren, bin ich von ganzem Herzen dankbar. Herrn Dr. P. Wellnhofer, Dozent Dr. K. Heissig, Dr. H. Mayr, Frau R. Rachl und allen, die ich hier nicht namentlich nennen konnte, möchte ich für die stetige und vielfältige Hilfe bei meiner Arbeit meinen herzlichen Dank aussprechen.

Nicht zuletzt sage ich herzlichen Dank dem Leiter des Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology der Academia Sinica in Beijing (Peking), Herrn Prof. Dr. Minchen Chow, der sich sehr für meine Fortbildung einsetzte, sowie allen Kolleginnen und Kollegen dieses Instituts.

2. BESCHREIBUNG DES MATERIALS

2.1 *DEMOCRICETODON* FAHLBUSCH, 1964

2.1.1 *Democricetodon gracilis* FAHLBUSCH, 1964 (Abb. 1–3)

v1964 *Democricetodon* (*Democricetodon*) *minor gracilis* nov. subsp. – FAHLBUSCH: S. 25–31, Abb. 10, 12–13, 15, Taf. 2, Fig. 5–22.

1974 *Democricetodon gracilis* FAHLBUSCH, 1964. – FEJFAR: S. 148, 157–158, Abb. 25: 19–24; Abb. 26; Abb. 27: 16, 19, 24.

Material: 318 Einzelzähne

58 M_1	1979 XVI	1192–1248, 972
57 M_2	1979 XVI	1249–1305
35 M_3	1979 XVI	1306–1339, 1077
65 M^1	1979 XVI	1340–1396, 1089, 1090, 1102, 1103, 1595, 1597, 1599, 1600
68 M^2	1979 XVI	1397–1448, 1450, 1452, 1454–1459, 1461–1466, 1601, 1602
35 M^3	1979 XVI	1467–1500, 1606

Maße (vgl. auch Abb. 3):

	Länge				Breite		
	Min.	Mitt.	Max.	n	Min.	Mitt.	Max.
M_1	1,21	1,33	1,46	57/58	0,81	0,92	1,01
M_2	1,09	1,18	1,25	57/57	0,85	0,97	1,09
M_3	0,85	1,03	1,19	35/34	0,65	0,82	0,92
M^1	1,34	1,53	1,70	62/63	0,88	1,03	1,14
M^2	1,01	1,17	1,36	63/64	0,90	1,03	1,16
M^3	0,77	0,85	0,92	35/35	0,82	0,89	1,00

Democricetodon gracilis wurde von FAHLBUSCH (1964) anhand des Materials aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns aufgestellt. Später beschrieb FEJFAR (1974) Zähne derselben Art aus der Tschechoslowakei (Franzensbad und Strakonice). Aus Sansan liegt eine Unterkieferreihe vor, die nach FAHLBUSCH (1964: 99) derselben Art zugehören soll. Die Puttenhausener Zähne entsprechen größenmäßig und morphologisch im wesentlichen den schon beschriebenen Zähnen gut. Deshalb beschränke ich mich bei der Beschreibung auf die variablen Merkmale oder morphologischen Abweichungen. Da aus der OSM Bayerns (FAHLBUSCH 1964) und der Tschechoslowakei (FEJFAR 1974) nur sehr wenige M_3 und M^3 vorliegen, werde ich diese hier ausführlich beschreiben.

Beschreibung:

M_1 (Abb. 1, Fig. 1–5): Das Mesolophid variiert: meist ist es kurz (27,6%) bis halblang (51,7%) (Abb. 1, Fig. 2), an 12% der Zähne jedoch länger und erreicht an 3,4% (2 Zähne) den lingualen Zahnrand (Abb. 1, Fig. 5). An 3 Zähnen (5,2%) fehlt es (Abb. 1, Fig. 1). Neben einem isolierten Metaconid an 5 Zähnen (8,6%) (Abb. 1, Fig. 4) findet sich auch ein fast vollständig isoliertes Entoconid an einem Zahn (1979 XVI 1235, Abb. 1, Fig. 3), an dem jedoch anstelle des Hypolophulids eine schwache Verbindung sowohl zwischen Entoconid und Posterolophid als auch zwischen Hypoconid-Vorderarm[1] und Entoconid ausgebildet ist. Ebenso wie am Langenmoosener Material ist das Metalophulid an 4 Zähnen (7%) stark nach vorne gebogen und die Labialkante des Metaconid-Hinterabhangs sehr deutlich ausgebildet (Abb. 1, Fig. 3). Der von FAHLBUSCH hervorgehobene Sporn, der vom Hypoconid-Vorderarm in das Sinusid hineinverläuft, ist auch hier an 5 Zähnen vorhanden (Abb. 1, Fig. 4). An einem Zahn befindet sich ein vom Posterolophid ausgehender und nach vorne gerichteter Sporn, der bis zur Hinterseite des Hypolophulids reicht. Ein weiterer Zahn zeigt zwei Verbindungen: eine unterbrochene zwischen Hypolophulid und Posterolophid, die das Posterolophid nicht erreicht, die zweite zwischen dem Metaconid-Hinterabhang und Mesolophid.

M_2 (Abb. 1, Fig. 6–9): Wie am M_1 ist auch am M_2 das Mesolophid variabel und zeigt ähnliche Schwankungen; gewöhnlich ist es aber kürzer als am M_1; an einem Zahn (2%) reicht es bis zum Zahnrand, an dem ein Mesostylid entwickelt ist (Abb. 1, Fig. 9); an 3 Zähnen (5,3%) fehlt es (Abb. 1, Fig. 6). Das Metaconid ist an einem Zahn isoliert (Abb. 1, Fig. 8). An einem Zahn ist die vordere Hälfte der Krone relativ schmal. Wie schon für einige M_1 beschrieben, ist auch hier an 2 Zähnen die Verbindung zwischen Hypolophulid und Posterolophid ausgebildet (Abb. 1, Fig. 7).

M_3 (Abb. 1, Fig. 10–14): Der hintere Teil der Zahnkrone ist stark verschmälert und abgerundet. Während das labiale Anterolophid immer vorhanden ist und den Zahnrand erreicht, ist das linguale an etwa zwei Drittel der Zähne (24 Stücke) entwickelt und reicht niemals zum Zahnrand. Das Metalophulid verläuft transversal (beim Fehlen des lingualen Anterolophids oder bei starker Abkauung der Zahnkrone, Abb. 1, Fig. 10, 11, 13) oder ist nach vorne gebogen (beim Vorhandensein des lingualen Anterolophids, Abb. 1, Fig. 12, 14). Es mündet ebenso wie der Protoconid-Vorderarm in den vorderen Zahnrand ein, jedoch getrennt von jenem. An einem M_3 (Abb. 1, Fig. 10) fehlt der Protoconid-Vorderarm. Der Protoconid-Hinterarm zieht sich schräg rückwärts und verbindet sich stets mit dem Hypoconid-Vorderarm. Abgesehen von einem Zahn (1979 XVI 1312), an dem das Hypolophulid kurz ist, verbindet das Hypolophulid das oft noch erkennbare Entoconid und die Verbindungsstelle der zwei Grate. Das Posterolophid verläuft transversal oder etwas schräg nach hinten, biegt dann nach vorne um und mündet in den lingualen Zahnrand ein. An einem Zahn entspringt vor dem Hypolophulid vom Protoconid-Hinterarm ein Sporn (1979 XVI 1312), der wahrscheinlich dem Mesolo-

[1] Im Gegensatz zu der Terminologie von MEIN & FREUDENTHAL (1971) wird dieser Begriff (und die entsprechenden) im Sinne von SCHAUB (1925) beibehalten.

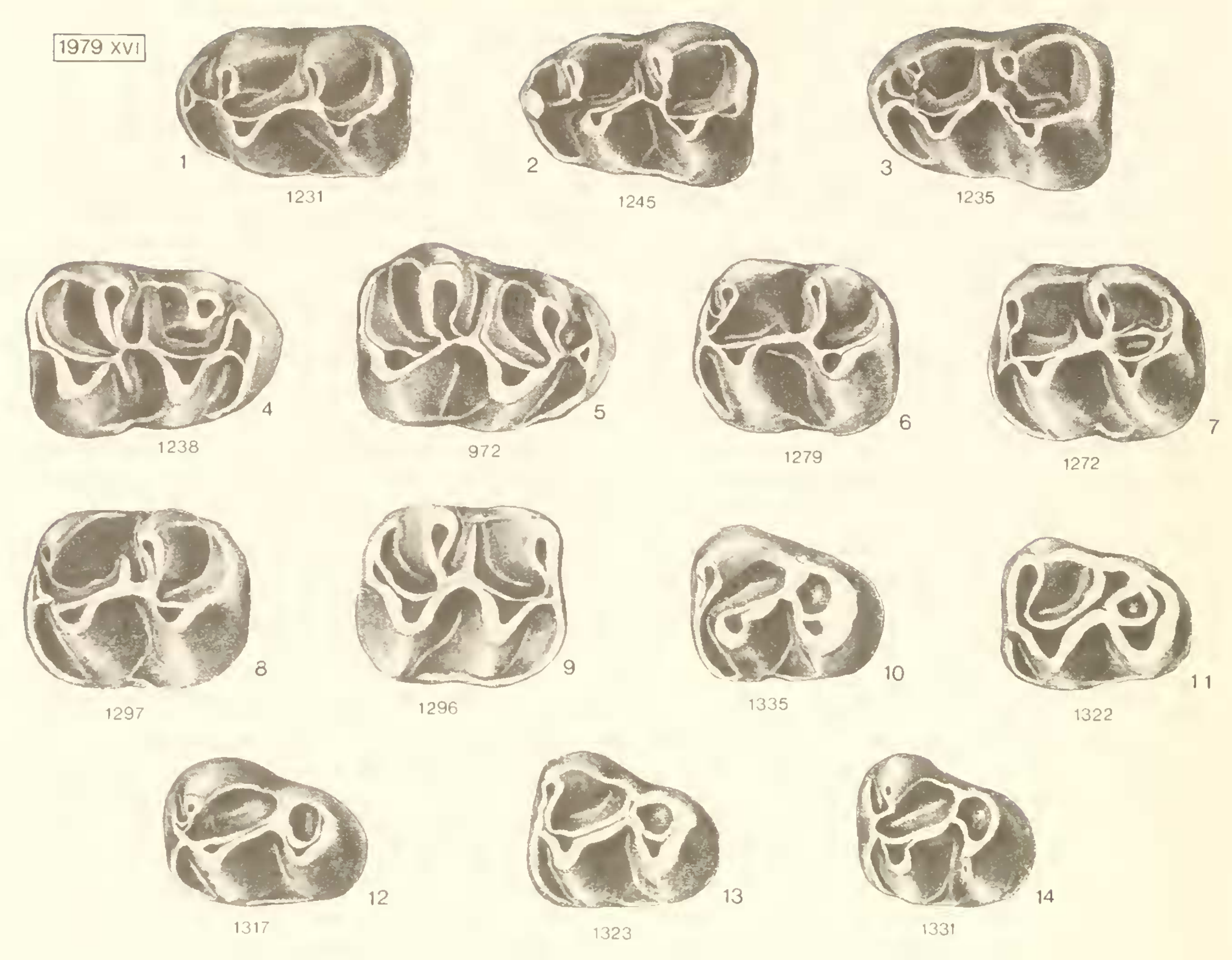


Abb. 1: *Democricetodon gracilis* FAHLBUSCH aus Puttenhausen. Untere Molaren: li. M_1 (1–3), re. M_1 (4–5); li. M_2 (6–8), re. M_2 (9); li. M_3 (10–14). ×25

phid der vorderen Molaren entspricht. Das Sinusid ist normalerweise durch ein labiales Cingulum abgedämmt. Bemerkenswert ist der Zahn Nr. 1318, der deutlich kleiner ist als die übrigen M_3 (s. Abb. 3).

M^1 (Abb. 2, Fig. 1–4): Der Anteroconus ist an 4 Zähnen (6%) deutlich geteilt (Abb. 2, Fig. 3–4). An 10 Zähnen (15%) ist ein vorderer Quersporn vorhanden, der sehr kurz und schwach ist und gelegentlich mit dem Vorderabhang des Paraconus in Verbindung steht (Abb. 2, Fig. 2–4). Der Metalophulus, der gewöhnlich in den Posteroloph einmündet, verläuft an 6 Zähnen (9%) transversal und mündet in den Hypoconus ein (Abb. 2, Fig. 4). An 5 Zähnen (8%) ist neben dem doppelten Protolophulus (an 25 Zähnen vorhanden) auch ein doppelter Metalophulus (Abb. 2, Fig. 2) ausgebildet. Ein Mesostyl ist gelegentlich vorhanden (25%; Abb. 2, Fig. 2).

M^2 (Abb. 2, Fig. 5–7): Der Protolophulus ist stets doppelt. Der Metalophulus ist an 31 Zähnen (45,6%) nach vorne gerichtet; an 10 Zähnen (14,7%) verläuft er nach rückwärts (Abb. 2, Fig. 5) und mündet dann in den Posteroloph ein; an 25 Zähnen (36,7%) verläuft er transversal (Abb. 2, Fig. 7). An 2 Zähnen (2,9%) ist neben dem doppelten Protolophulus ein doppelter Metalophulus vorhanden (Abb. 2, Fig. 6). An 35,2% ist ein Mesostyl entwickelt (Abb. 2, Fig. 5–7).

M^3 (Abb. 2, Fig. 8–15): Der Zahnumriß ist meist abgerundet-dreieckig. Der hintere Teil der Krone ist mehr oder minder reduziert. Der Zahnbau gleicht prinzipiell dem von M^2, variiert aber stärker. Neben dem immer gut entwickelten labialen Anteroloph ist meist ein deutlich entwickelter lingualer Anteroloph vorhanden. An einem Zahn (Abb. 2, Fig. 10) setzt sich dieser unterhalb des Protoconus nach hinten fort und verbindet sich mit der lingualen Basis des Hypoconus. An 3 Zähnen (8,6%) fehlt er völlig (Abb. 2, Fig. 9). Protoconus und Paraconus sind wie am M^2 ausgebildet. Metaconus und Hypoconus sind meist stark reduziert, jedoch an mehreren Zähnen noch deutlich ausgebildet (Abb. 2, Fig. 8, 11, 14). Der Protolophulus verläuft etwas schräg nach vorne und mündet immer in den Protoconus-Vorderarm ein. An 22 Zähnen ist zwischen Protolophulus und Hypoconus-Vorderarm ein longitudinal verlaufender Grat vorhanden; an den rest-

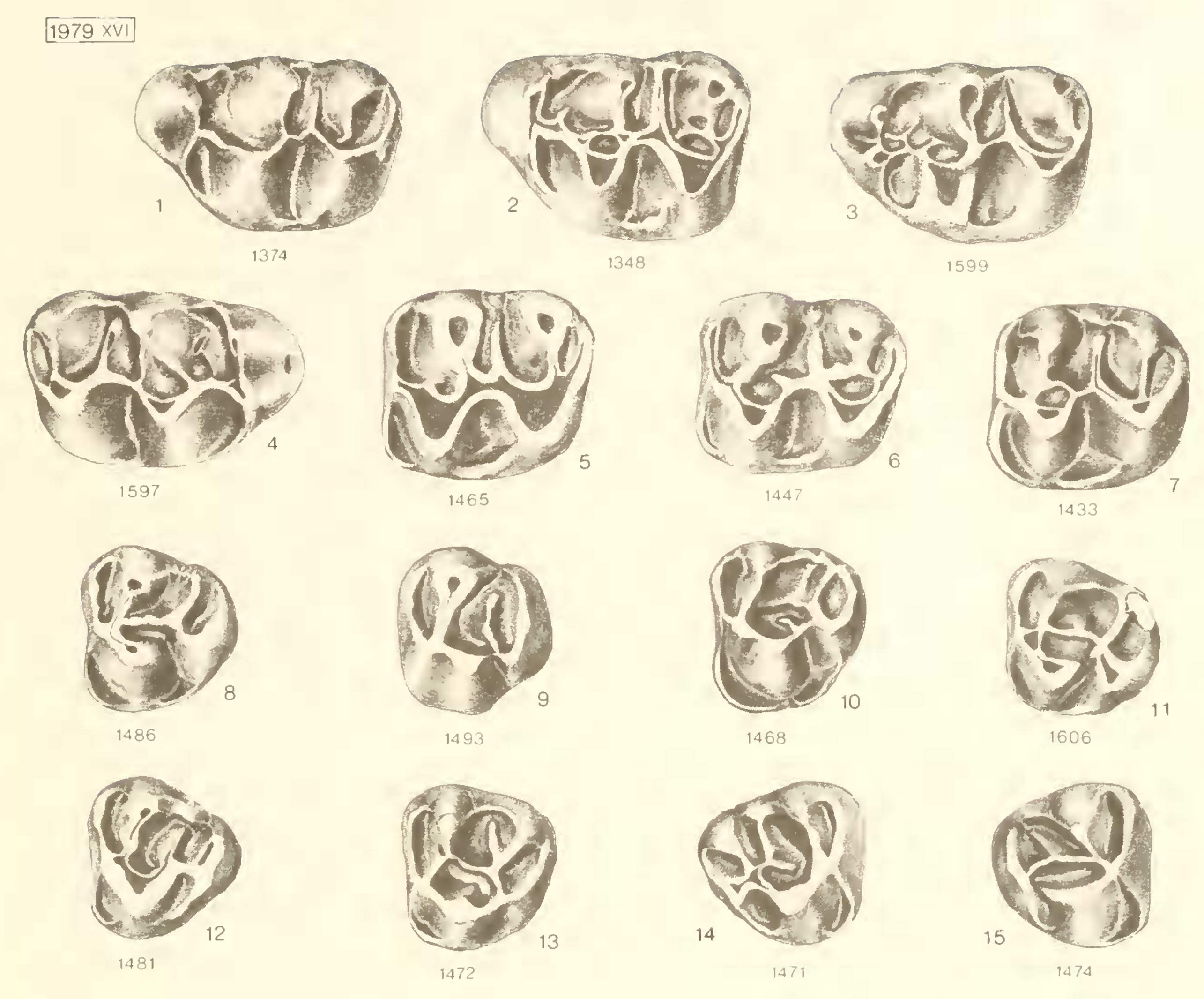


Abb. 2: *Democricetodon gracilis* FAHLBUSCH aus Puttenhausen. Obere Molaren: li. M^1 (1–3), re. M^1 (4); li. M^2 (5–7); li. M^3 (8–13), re. M^3 (14–15). ×25

lichen Zähnen ist er unterbrochen oder fehlt (Abb. 2, Fig. 9, 12, 14). An etwa der Hälfte der Zähne ist der Mesoloph schwach oder fehlt (Abb. 2, Fig. 8–9), gelegentlich mündet er lingualwärts in den Metalophulus ein (Abb. 2, Fig. 13). An einigen Zähnen (8,6%) fehlt der Metalophulus (Abb. 2, Fig. 12, 15). Der Mesostyl ist an einigen Zähnen (Abb. 2, Fig. 12, 14) ausgebildet. Ein Sinus ist meistens vorhanden, und zwar besonders dann, wenn der Hypoconus nicht stark reduziert ist (Abb. 2, Fig. 8, 10, 11). An 2 Zähnen (5,9%) tritt er mit der an der labialen Seite des Protoconus liegenden Grube in Verbindung (Abb. 2, Fig. 8, 11). Gelegentlich gibt es an der Labialseite des Protoconus einen zusätzlichen Sporn (Abb. 2, Fig. 10, 13). Die Zugehörigkeit eines Zahnes (1979 XVI 1606) ist nicht sicher: Durch seinen sehr großen Hypoconus erinnert er an *Megacricetodon*, jedoch besitzt er einen lingualen Anteroloph; in seinen Maßen entspricht er *D. gracilis*.

Vergleiche und Beziehungen:

Beim Vergleich mit den schon von FAHLBUSCH (1964) und FEJFAR (1974) beschriebenen Materialien von Langenmoosen und Franzensbad sind die folgenden Merkmale wichtig:

1. An den M_1 und M_2 der Puttenhausener Population variiert das Mesolophid stärker als an denen von Langenmoosen und Franzensbad.

M_1:

Puttenhausen (58 Zähne): Mesolophid meist kurz bis halblang, bei 12% der Zähne zweidrittel-lang, an 3,4% den lingualen Zahnrand erreichend, an 5,2% fehlend.

Langenmoosen (9 Zähne): Mesolophid immer vorhanden: kurz (11%) bis lang (22%), meistens etwa halblang (67%) und erreicht den Zahnrand niemals.

Franzensbad (36 Zähne): Kurz (36%), halblang (44%) oder selten lang (14%).

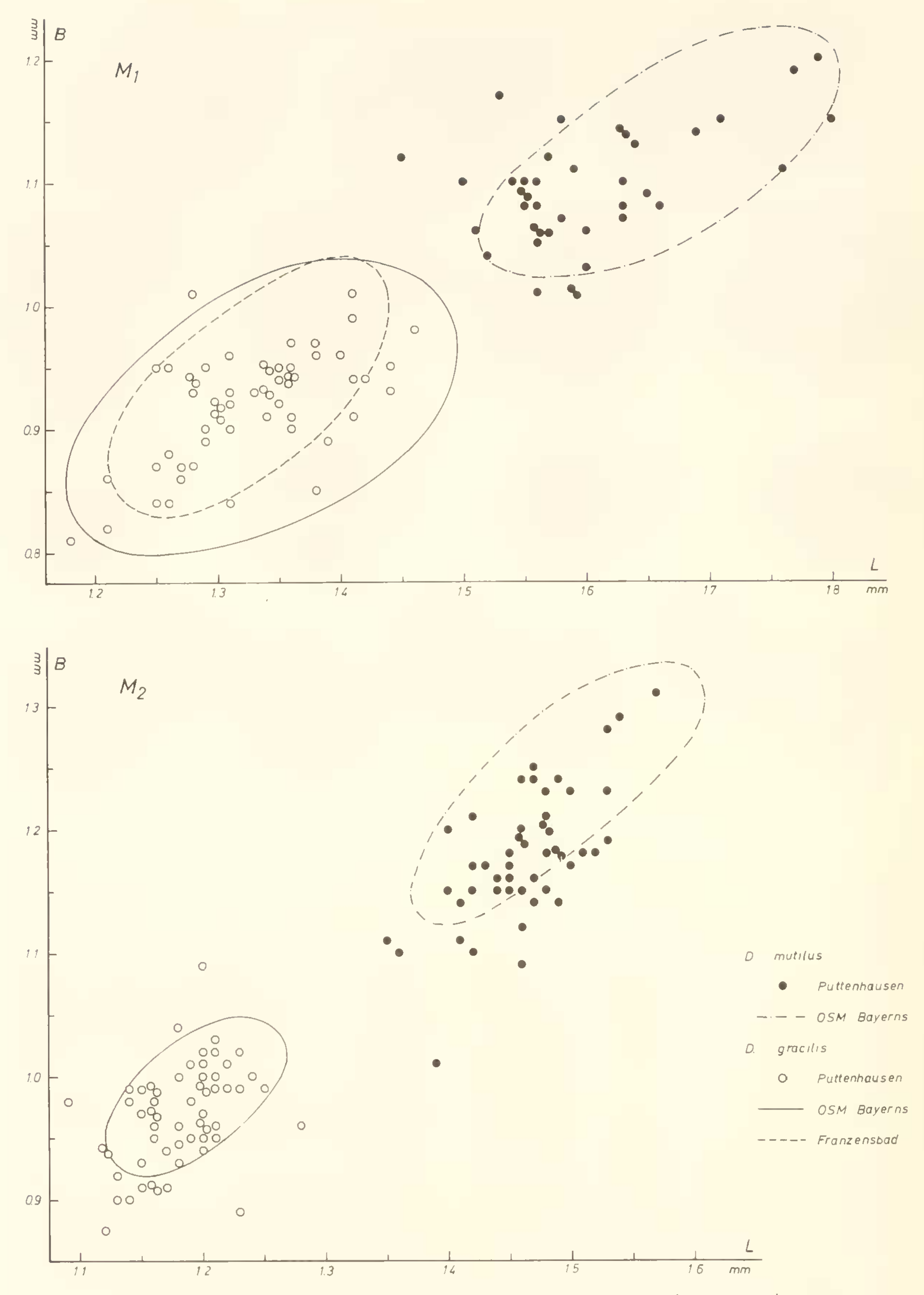


Abb. 3: Längen-Breiten-Diagramme von *Democricetodon gracilis* FAHLBUSCH und *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH aus Puttenhausen. Zum Vergleich die Variationsbereiche der beiden Arten aus der OSM Bayerns (nach FAHLBUSCH 1964) und Franzensbad (nach FEJFAR 1974).

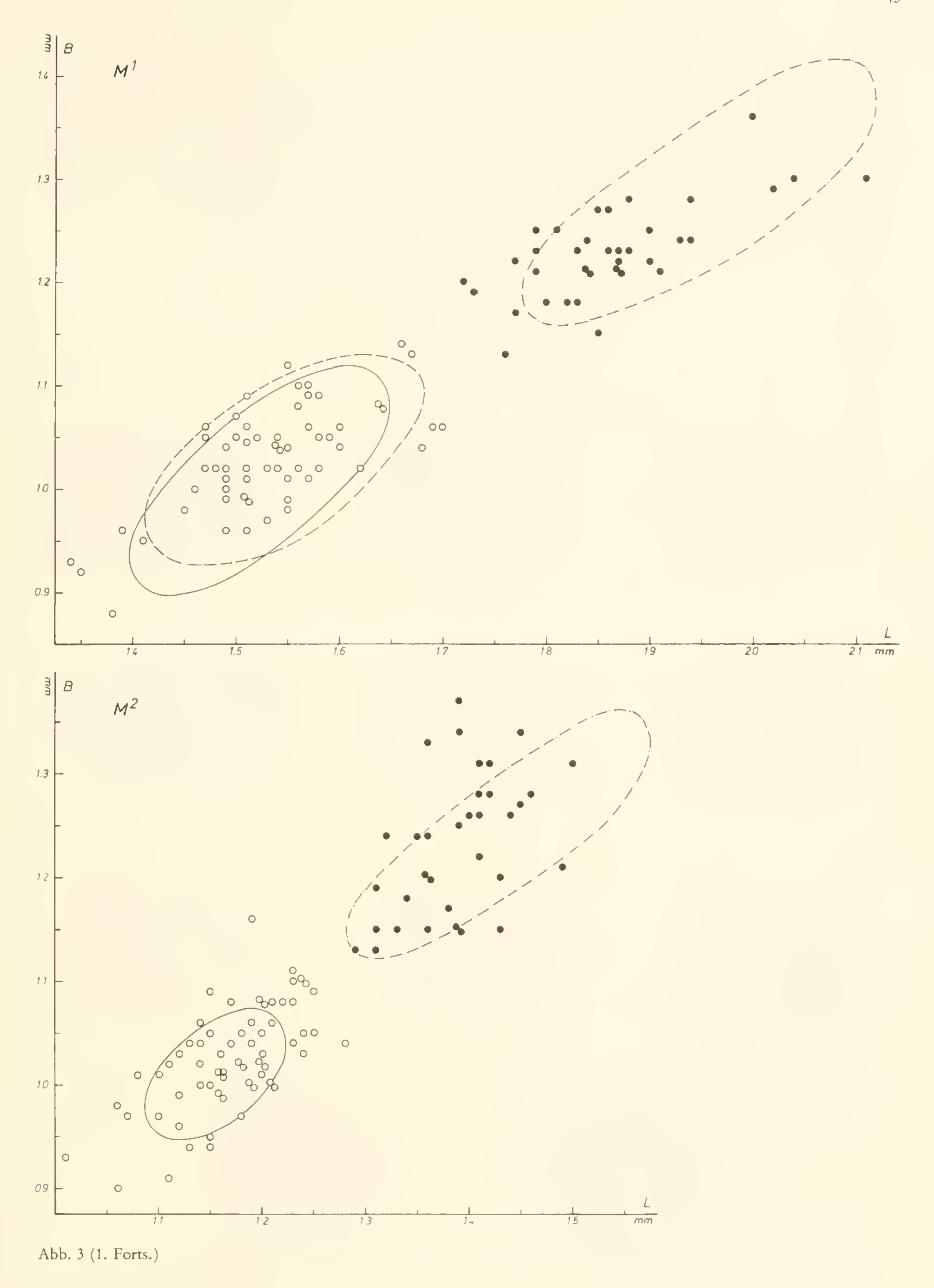


Abb. 3 (1. Forts.)

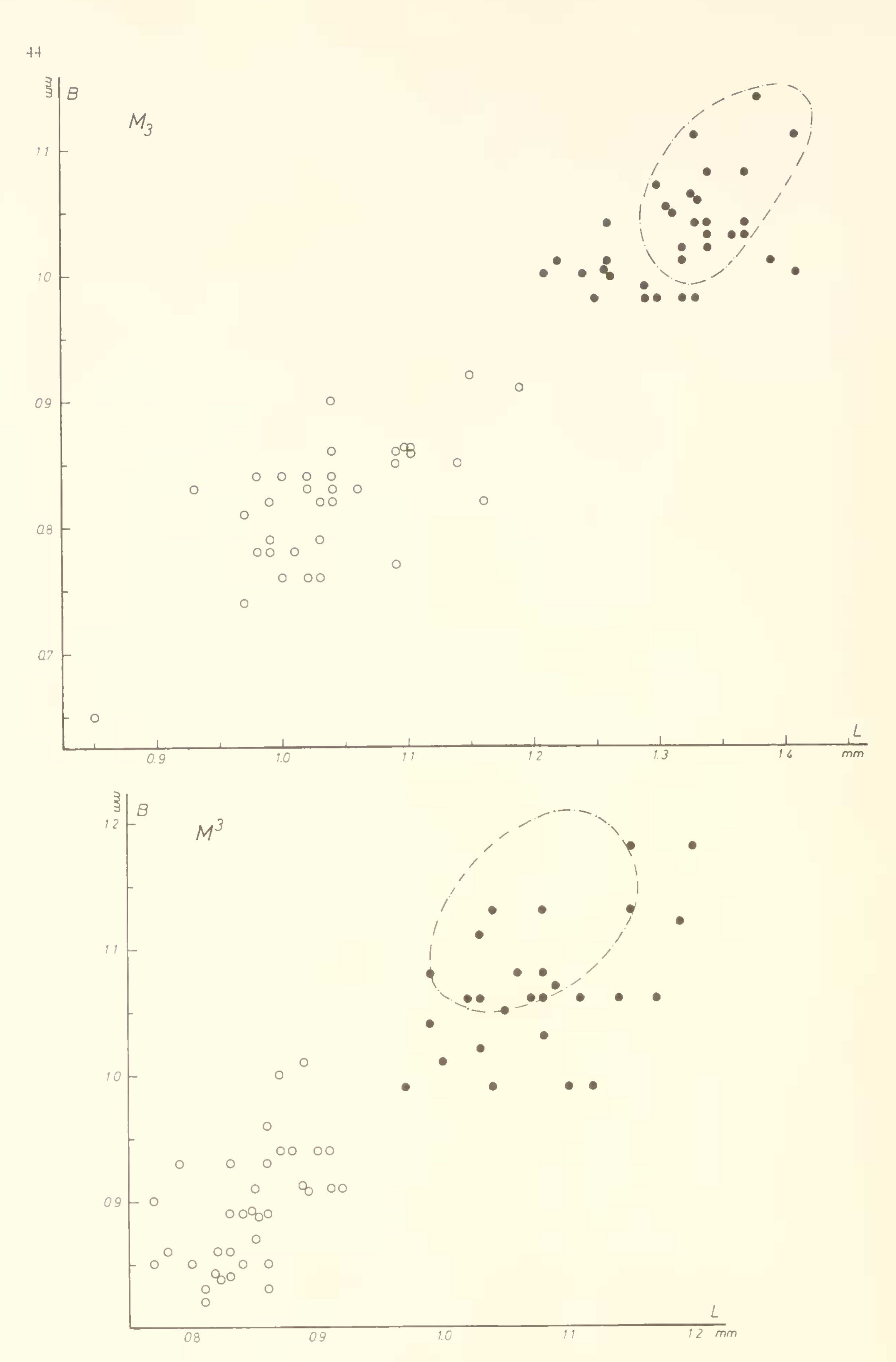

mm
B
M_3
1.1
1.0
0.9
0.8
0.7
L
0.9
1.0
1.1
1.2
1.3
1.4
mm
mm
B
M^3
1.2
1.1
1.0
0.9
L
0.8
0.9
1.0
1.1
1.2
mm

Abb. 3 (2. Forts.)

2. Anteroconus und Metalophulus der M^1 und M^2:

Anteroconus am M^1:

Puttenhausen (65 Zähne): An 4 Zähnen (6,3%) deutlich zweigeteilt. Langenmoosen (11 Zähne): An 2 abgekauten Zähnen als länglich zweigeteilter Anteroconus zu beobachten.

Franzensbad (61 Zähne): Länglich geteilt an 16% der Zähne.

M_2:

Puttenhausen (57 Zähne): Variiert wie an M_1: fehlend an 5% der Zähne, an 2% der Zähne bis zum Zahnrand reichend.

Langenmoosen (7 Zähne): Sehr kurz bis sehr lang, an einem Zahn (14,3%) bis zum Zahnrand reichend.

Franzensbad (27 Zähne): Kurz (85%) oder halblang (15%).

Abb. 4: *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH aus Puttenhausen. Untere Molaren: re. M_1 (1–3), li. M_1 (4); li. M_2 (5–6); li. M_3 (7–10), re. M_3 (11). ×25

Metalophulus:

M^1:

Puttenhausen (65 Zähne): Normalerweise mit dem Posteroloph verbunden; an 6 Zähnen (9%) transversal und mit dem Hypoconus verbunden; an 5 Zähnen (8%) verdoppelt.

Langenmoosen (11 Zähne): Immer mit dem Posteroloph verbunden, verdoppelter Metalophulus fehlend.

Franzensbad (61 Zähne): Immer mit dem Posteroloph verbunden; verdoppelter Metalophulus fehlend.

M^2:

Puttenhausen (68 Zähne): An 10 Zähnen (14,7%) rückwärts gerichtet und mit dem Posteroloph verbunden; an 25 Zähnen (36,7%) transversal; an 31 Zähnen (45,6%) nach vorne gerichtet; an 2 Zähnen (2,9%) als doppelter Metalophulus ausgebildet.

Langenmoosen (7 Zähne): Immer transversal oder sogar ein wenig nach vorne gebogen, niemals verdoppelt oder rückwärts gerichtet. Franzensbad (36 Zähne): An 95% der Zähne nach vorne gerichtet, bei 5% transversal, nie verdoppelt.

Der Vergleich ergibt, daß die Puttenhausener Population morphologisch im wesentlichen mit dem bislang bekannten Material der Art von Franzensbad und der OSM übereinstimmt. Doch zeigt der Metalophulus der Puttenhausener M^1 und M^2, besonders der M^2, und das Mesolophid der Puttenhausener M_1 und M_2 einige wichtige morphologische Abweichungen und ähnelt damit denen von *Democricetodon vindobonensis* (vgl. Tabelle 1). FAHLBUSCH (1964: 87) vermutete, daß der Neudorfer *D. vindobonensis* von der Langenmoosener Population des *D. gracilis* abstammt. Die Ähnlichkeit des Puttenhausener *D. gracilis* mit dem Neudorfer *D. vindobonensis* scheint diese Ansicht zu bestätigen: Der teils rückwärts verlaufende und verdoppelte Metalophulus des M^2 und das teils bis zum lingualen Zahnrand reichende Mesolophid von M_1 und M_2 läßt vermuten, daß *D. gracilis* in Puttenhausen ein Entwicklungsstadium zwischen *D. gracilis* aus Langenmoosen und *D. vindobonensis* aus Neudorf repräsentiert (vgl. FAHLBUSCH 1964: 87). Allerdings können erst weitere Materialien einen endgültigen Schluß liefern.

Die wenigen von FAHLBUSCH (1964) studierten Zähne aus der OSM Bayerns zeigten, daß die Sandelzhausener Exemplare relativ kleiner als die Langenmoosener sind (S. 98). Jedoch zeigen die jetzt vorliegenden, verhältnismäßig reichen Materialien aus Puttenhausen und Franzensbad, daß die Größe von *D. gracilis* im Laufe des Zeitraums von MN 5 (Langenmoosen) bis MN 6, vielleicht bis MN 7 unverändert blieb; die Größenvariationsbereiche der Puttenhausener und Franzensbader Zähne stimmen sehr gut mit denen der anderen Lokalitäten der OSM Bayerns überein (vgl. Abb. 3).

Tabelle 1: Vergleich einiger Merkmale von *Democricetodon gracilis* und *D. vindobonensis*

Merkmale / Art / Lokalität		*D. gracilis* FAHLBUSCH			*D. vindobonensis* (SCHAUB & ZAPFE, 1953)
		Langenmoosen	Franzensbad	Puttenhausen	Neudorf (Spalte 1, 2)
Mesolophid	M_1	kurz 11% halblang 67% lang 22% bis Zahnrand 0	kurz 36% halblang 44% lang 14% bis Zahnrand 0	kurz bis halblang 79,4% lang 12% bis Zahnrand 3,4% fehlt 5,2%	auffallend lang und schmal bis Zahnrand 50%
	M_2	regelmäßig sehr kurz bis sehr lang, bis Zahnrand 14%	kurz 85% halblang 15%	variiert wie bei M_1 bis Zahnrand 2% fehlt 5%	lang und schmal bis Zahnrand 22% fehlt 11%
Metalophulus	M^1	rückwärtig 100% verdoppelt 0	rückwärtig 100% verdoppelt 0	rückwärtig 77% transversal 9% verdoppelt 8% ? 6%	rückwärtig 67% verdoppelt 33%
	M^2	transversal oder sogar ein wenig nach vorne, verdoppelt	transversal 5% nach vorne 95% verdoppelt 0%	transversal 36,7% nach vorne 45,6% rückwärtig 14,7% verdoppelt 2,9%	rückwärtig mit ± deutlicher Andeutung einer Verbindung zum Hypoconus-Vorderarm

Die Daten für *D. vindobonensis* sind der Beschreibung und Abbildung von FEJFAR (1974) entnommen.

2.1.2 *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH, 1964 (Abb. 3–5)

v1964 *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus* nov. subsp. – FAHLBUSCH: S. 36–44, Abb. 2b, 20–21, 23–27; Taf. 2, Fig. 23–26; Taf. 3, Fig. 1–23

Material: 229 Einzelzähne

39 M_1	1979 XVI	952–971, 973–991
51 M_2	1979 XVI	992–1037, 1039–1043
37 M_3	1979 XVI	1044–1076, 1078–1081
39 M^1	1979 XVI	1082–1088, 1091–1101, 1104–1124
34 M^2	1979 XVI	1125–1147, 1149–1156, 1449, 1453, 1460
29 M^3	1979 XVI	1157–1164, 1166–1186

Maße (vgl. auch Abb. 3):

	Länge				Breite		
	Min.	Mitt.	Max.	n	Min.	Mitt.	Max.
M_1	1,45	1,58	1,80	39/39	1,01	1,09	1,20
M_2	1,32	1,47	1,57	49/48	1,01	1,18	1,31
M_3	1,21	1,32	1,41	35/34	0,98	1,03	1,14
M^1	1,72	1,86	2,11	37/36	1,13	1,23	1,36
M^2	1,29	1,39	1,50	34/33	1,13	1,23	1,37
M^3	0,97	1,08	1,20	27/27	0,99	1,07	1,18

Beschreibung:

M_1 (Abb. 4, Fig. 1–4): Das Anteroconid ist kurz. Die nach vorne gerichtete Ausbuchtung des Metaconids ist nicht stark, aber meist vorhanden; sie vereinigt sich sehr selten mit dem vom Anteroconid herabziehenden lingualen Anterolophid (1979 XVI 966). Das Anterolophulid ist an 2 Zähnen unterbrochen (Abb. 4, Fig. 3). Der Metaconid-Hinterabhang zeigt eine Labialkante und ebene Fläche; gelegentlich ist die Kante deutlich ausgebildet (Abb. 4, Fig. 1), niemals aber als Grat, der sich mit dem Protoconid verbindet. Das Metalophulid ist an 4 Zähnen sehr dünn, an 5 Zähnen weitgehend unterbrochen (Abb. 4, Fig. 3). Das Mesolophid ist an 10 Zähnen lang oder reicht bis an den lingualen Zahnrand (Abb. 4, Fig. 1), an 27 Zähnen etwa halblang und an 2 Zähnen sehr kurz. Eine mehr oder minder deutlich entwickelte Schmelzleiste im Sinusid findet sich an 3 Zähnen (Abb. 4, Fig. 2).

M_2 (Abb. 4, Fig. 5–6): Das linguale Anterolophid ist an 28 Zähnen als kurzer Sporn entwickelt; an den übrigen Zähnen (23 Zähne: teils stark, teils leicht abgekaut) fehlt es. Das Mesolophid ist lang (ein Zahn, 1979 XVI 1023), halblang (29), kurz (16) oder fehlt völlig (3). An 2 Zähnen (1979 XVI 1001, 1020) reicht es bis an den lingualen Zahnrand und steht mit der von der Spitze des Metaconids herabziehenden Kante in Verbindung. Die labiale Kante des Metaconid-Hinterabhangs ist an 2 Zähnen (Abb. 4, Fig. 6) sehr deutlich ausgebildet, so daß es mit der Basis des Mesolophids in Verbindung steht. An 2 Zähnen finden sich – wie am M_1 – eine Schmelzleiste im Sinusid (Abb. 4, Fig. 5–6).

M_3 (Abb. 4, Fig. 7–11): Neben dem stets kräftigen labialen Anterolophid ist an 23 Zähnen ein kurzes linguales Anterolophid ausgebildet, das den übrigen 14 abgekauten oder unabgekauten Zähnen fehlt. Die Verbindungsstelle von Protoconid-Hinterarm und Hypoconid-Vorderarm ist unterschiedlich: An der Mehrzahl der Zähne (22) verbinden sie sich, ehe der Protoconid-Hinterarm in das linguale Cingulum einmündet (Abb. 4, Fig. 7); an einigen M_3 (10 Zähne) verbinden sie sich direkt an jenem (Abb. 4, Fig. 8); an den anderen 5 Zähnen münden die zwei Grate getrennt in das linguale Cingulum ein (Abb. 4, Fig. 9). Normalerweise fehlt das Entoconid – der linguale Zahnrand ist an der Stelle des Entoconids leicht eingebuchtet –, jedoch ist das Entoconid an einem Zahn deutlich. An einem Zahn (Abb. 4, Fig. 10) ragt ein kurzer Sporn vom Protoconid-Hinterarm nach vorne. An dem Exemplar Nr. 1054 ist der Protoconid-Hinterarm vor der Verbindungsstelle geschwollen und biegt nach hinten um. Der Zahn 1055 (Abb. 4, Fig. 11) zeigt am Hinterabhang des Metaconids einen nach hinten gerichteten Sporn, der mit dem zwischen lingualem Cingulum und Protoconid-Hinterarm liegenden Grat (Hypolophulid) in Verbindung steht.

M^1 (Abb. 5, Fig. 1–3): Der Anteroconus ist meistens kurz und relativ schmal. An frischen Zähnen zeigt er eine seichte Furchung (1979 XVI 1108). Ein doppelter Protolophulus ist an 27 Zähnen (69,2%) vorhanden. An mehreren Zähnen verläuft der vordere Ast des Protolophulus entlang der lingualen Basis des Paraconus zum rückwärts gebogenen Protolophulus (Abb. 5, Fig. 2). An 2 Zähnen erreicht der vordere Ast den Paraconus nicht. Der Metalophulus fehlt an 2 Zähnen. Er verläuft an einem Zahn (Abb. 5, Fig. 2) transversal, sonst immer rückwärts und mündet in den Posteroloph ein. Am Paraconus einiger Zähne ist ein kurzer, nach rückwärts gerichteter Sporn angedeutet (Abb. 5, Fig. 2–3). Ein kurzer vorderer Quersporn ist an einem einzigen Zahn vorhanden (1979 XVI 1117). Der Mesoloph ist meistens etwa halblang (30 Zähne), an einem Zahn ganz kurz (1979 XVI 1108); an 8 Zähnen erreicht er den labialen Zahnrand.

M^2 (Abb. 5, Fig. 4–5): Der Protolophulus ist meistens verdoppelt, jedoch fehlt an 2 Zähnen (1979 XVI 1138, 1140) der vordere und an einem Zahn (Abb. 5, Fig. 5) der hintere Ast, der meist etwas schwächer ist als der vordere. Der Mesoloph ist sehr kurz (7 Zähne), etwa halblang (15 Zähne), lang oder erreicht den labialen Zahnrand (12 Zähne). Der Metalophulus, der niemals verdoppelt ist, verläuft transversal (16 Zähne), rückwärts (10 Zähne; Abb. 5, Fig. 4) oder vorwärts (8 Zähne; Abb. 5, Fig. 5). An mehreren Zähnen ist der Metalophulus dünn, niedrig oder unterbrochen.

M^3 (Abb. 5, Fig. 6–10): Als Folge der starken Reduktion der hinteren Zahnhälfte ist der Kronenumriß rundlich oder subtriangulär. Mit Ausnahme von einem Zahn (1979 XVI 1185) ist ein mehr oder minder deutlich entwickelter lingualer Anteroloph neben dem stets kräftigen labialen

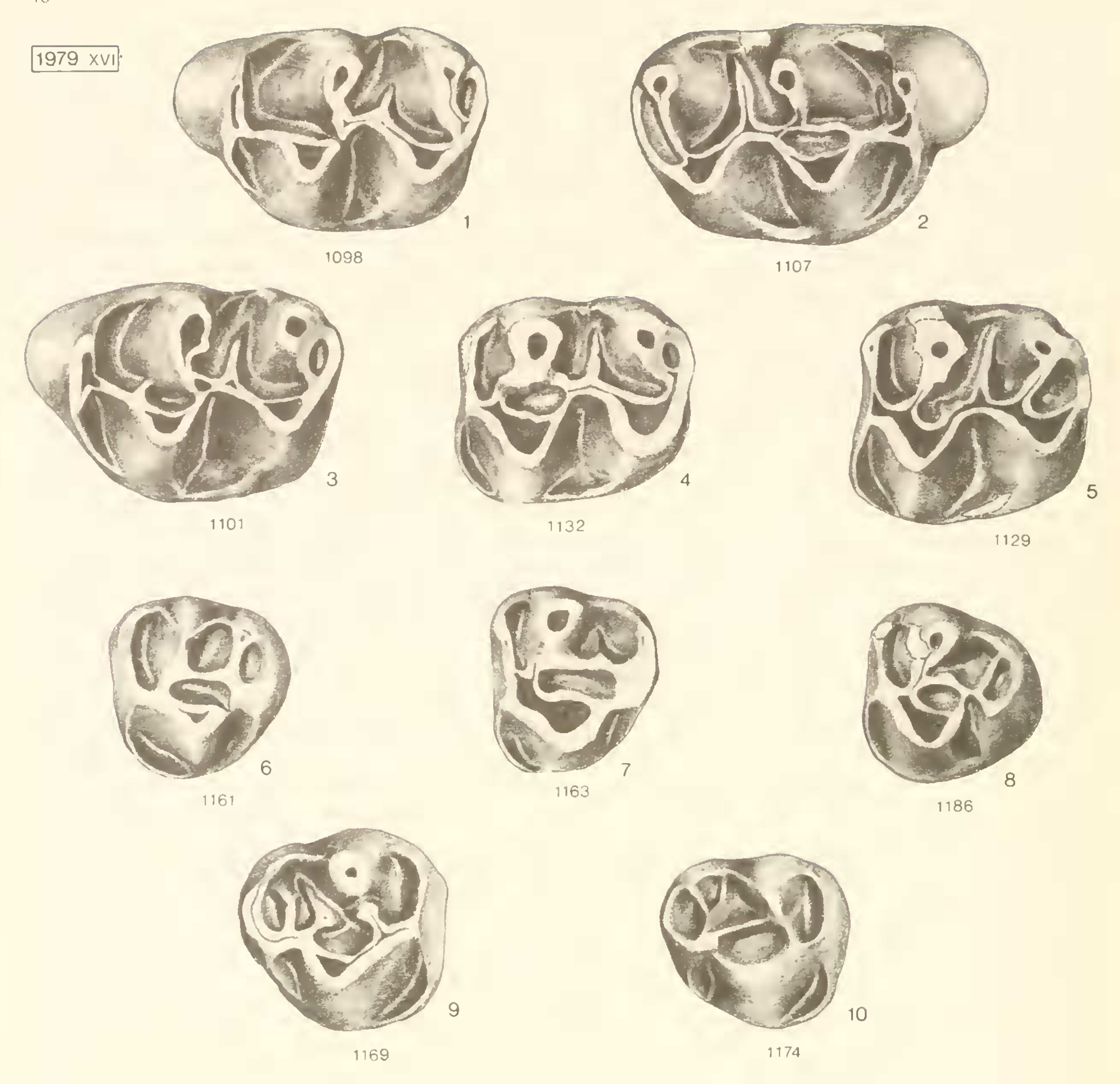


Abb. 5: *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH aus Puttenhausen. Obere Molaren: li. M^1 (1, 3), re. M^1 (2); li. M^2 (4–5); li. M^3 (6–8), re. M^3 (9–10). ×25

Anteroloph vorhanden. Der Metaconus ist immer stark reduziert: an 15 Zähnen fehlt er völlig, an den übrigen 14 Zähnen ist er noch angedeutet. Der Hypoconus ist ebenfalls stark reduziert, doch in geringerem Ausmaß als der Metaconus, und fehlt nur an einem Zahn (1979 XVI 1160). Zwischen ihm und dem Protoconus liegt eine mehr oder minder deutlich entwickelte Einmuldung, die dem Sinus der vorderen Molaren entspricht. Der Mesoloph ist variabel: er fehlt an 9 Zähnen (Abb. 5, Fig. 6), an 4 Zähnen ist er angedeutet (Abb. 5, Fig. 8), an 14 Zähnen kurz bis lang (Abb. 5, Fig. 7, 9) und an einem Zahn erreicht er den Zahnrand. Der Metalophulus fehlt an 7 Zähnen (Abb. 5, Fig. 7). Der zwischen dem Protolophulus und Hypoconus-Vorderarm longitudinal verlaufende Grat (Entoloph) fehlt an einem Zahn (1979 XVI 1158) und ist an 2 Zähnen unterbrochen (Abb. 5, Fig. 9).

Vergleiche und Beziehungen:

Bislang ist *Democricetodon mutilus* aus der OSM Bayerns (Langenmoosen, Puttenhausen, Sandelzhausen und Oggenhof), Frankreich (Collet Redon, Vieux-Collonges) und der Schweiz (Vermes I) bekannt. Beim Vergleich mit den Lokalitäten der OSM Bayerns und Vieux-Collonges ergab sich, daß die Puttenhausener Zähne morphologisch und metrisch zwar im wesentlichen mit diesen übereinstimmen, sich jedoch in folgenden Merkmalen von ihnen unterscheiden:

1. Das Mesolophid der Puttenhausener M_1 ist durchschnittlich länger als das der Langenmoosener und kürzer als das der Sandelzhausener Zähne. Im folgenden sind die Prozentanteile der M_1 mit langem oder bis zum lingualen Zahnrand reichenden Mesolophid angegeben:

Oggenhof (MN 7?) 1 von 4 Zähnen	25%
Sandelzhausen (MN 6) 7 von 8 Zähnen	87,5%
Puttenhausen (MN 5/6) 10 von 29 Zähnen	25,6%
Langenmoosen (MN 5) 3 von 19 Zähnen	15,8%
Vieux-Collonges (MN 4) 5 von 29 Zähnen	17%

Die Angaben zeigen eine generelle Tendenz: im Laufe von MN 4 bis MN 6 (7?) wird das Mesolophid am M_1 allmählich länger. Doch sollte eine endgültige Schlußfolgerung noch anhand reicher Belege überprüft werden (die Anzahl der Zähne aus Oggenhof ist zu gering).

2. Die vordere spornartige Ausbuchtung des Metaconids ist an den Puttenhausener M_1 nicht so stark wie in Langenmoosen, aber stärker als in Vieux-Collonges und ähnlich den Sandelzhausener Zähnen. Somit läßt sich keine Entwicklungstendenz im Laufe des obengenannten Zeitraumes feststellen.

Die von AGUILAR (1980: 170) als *Democricetodon* aff. *mutilus* oder aff. *affinis* beschriebene Form aus Veyran dürfte der Morphologie und den Maßen nach eher *D. mutilus* zuzuordnen sein.

2.2 *MEGACRICETODON*
FAHLBUSCH, 1964

2.2.1 *Megacricetodon germanicus* AGUILAR, 1980
(Abb. 6–7)

v1964 *Democricetodon* (*Megacricetodon*) *gregarius* aff. *bavaricus* nov. subsp. – FAHLBUSCH: S. 59–64; Abb. 41–47; Taf. 6, Fig. 1–21.
1971 *Megacricetodon* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, 1964. – MEIN & FREUDENTHAL: S. 7.
v1972 *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB, 1925). – ENGESSER: S. 251–256; Abb. 97, 98: 1, 6, 99: 1, 2, 7; Diagr. 33; Taf. 3, Fig. c.
?1977 *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB 1925). – TOBIEN: S. 362; Abb. 1.
1979 *Megacricetodon* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, 1964. – AGUILAR & CLOUZON: S. 329–331; Taf. 1, Fig. 1–3.
1980 *Megacricetodon germanicus* nov. sp. – AGUILAR: S. 360–361; Tab. 1.

Diagnose: Vgl. AGUILAR 1980, S. 360.

Material: 108 Einzelzähne

18 M_1	1979 XVI	1501–1517, 1608–1610
17 M_2	1979 XVI	1518–1532, 1038, 1615
10 M_3	1979 XVI	1533–1540, 1617, 1618
15 M^1	1979 XVI	1541–1554, 1598
27 M^2	1979 XVI	1555–1579, 1148, 1451
19 M^3	1979 XVI	1580–1594, 1603–1605, 1607

Maße (vgl. auch Abb. 7):

	Länge				Breite		
	Min.	Mitt.	Max.	n	Min.	Mitt.	Max.
M_1	1,71	1,86	1,97	15/15	1,06	1,12	1,20
M_2	1,31	1,41	1,49	17/16	1,05	1,19	1,30
M_3	1,03	1,20	1,31	10/10	0,88	0,97	1,05
M^1	1,89	2,00	2,13	13/13	1,17	1,26	1,36
M^2	1,25	1,38	1,50	26/26	1,10	1,21	1,34
M^3	0,86	0,99	1,14	17/16	0,95	1,01	1,10

Beschreibung:

M_1 (Abb. 6, Fig. 1–3): An zwei frischen Zähnen ist das Anteroconid einfach (Abb. 6, Fig. 1); an 3 weiteren, ebenfalls frischen M_1 (Abb. 6, Fig. 3) und 6 wenig abgekauten Zähnen (Abb. 6, Fig. 2) ist die Spitze des Anteroconids zweigeteilt; an einem Zahn befindet sich an seiner vorderen Basis ein Cingulum (1979 XVI 1511). An den übrigen 4 stark abgekauten Zähnen zeigt das Anteroconid eine transversal gestreckte Abkaufläche, deren Labialseite gerundet sein kann. Das Anterolophulid ist in der Mitte mehr oder weniger geschwollen und häufig mit einem labialwärts und/oder lingualwärts gerichteten Sporn versehen (Abb. 6, Fig. 3). Das Mesolophid ist kurz bis halblang und tendiert gegen den Hinterabhang des Metaconids. Das Sinusid ist etwas nach vorne gerichtet, zeigt jedoch an 8 Zähnen eine mehr oder minder deutlich entwickelte Biegung nach rückwärts (Abb. 6, Fig. 3).

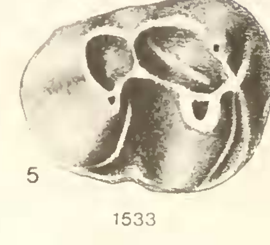
M_2 (Abb. 6, Fig. 4): Das Mesolophid ist meist sehr kurz und nur an 2 Zähnen halblang, es fehlt jedoch nirgends. Das Ectolophid ist fast gestreckt und das Sinusid biegt meist nach rückwärts um. An einem Zahn setzt sich das labiale Anterolophid zur vorderen Basis des Hypoconids fort, so daß das Protoconid nicht direkt am Zahnrand liegt.

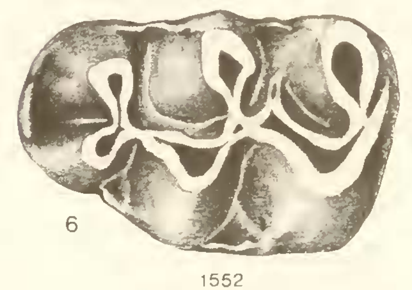
M_3 (Abb. 6, Fig. 5): Das labiale Anterolophid erreicht immer den Zahnrand; das linguale dagegen ist kurz oder fehlt völlig, nur selten reicht es bis an den Zahnrand. Der Protoconid-Vorderarm ist kurz und geht direkt in das Anterolophid über. Das Sinusid biegt meistens nach hinten um.

M^1 (Abb. 6, Fig. 6–7): Der Anteroconus ist deutlich zweigeteilt. An seinem Vorderabhang ist an etwa der Hälfte der Zähne ein deutliches Cingulum entwickelt. Ein vom Protoconus-Vorderarm in den Anterosinus ragender Sporn ist in keinem Fall ausgebildet, doch findet sich an 7 von 15 Zähnen am Protoconus-Vorderarm ein gegen den Paraconus gerichteter Sporn (Abb. 6, Fig. 7), der nur an einem Zahn zum Paraconus reicht. Der Mesoloph ist gewöhnlich lang; er erreicht an einem Zahn den labialen Zahnrand und berührt an zwei Zähnen den Ectoloph (Abb. 6, Fig. 7), der in der Regel nur wenig entwickelt ist. Der Posterosinus ist sehr eng und kann gelegentlich nahezu ganz verschwinden (Abb. 6, Fig. 6). Der Sinus ist an 4 Zähnen schwach nach vorne gebogen.

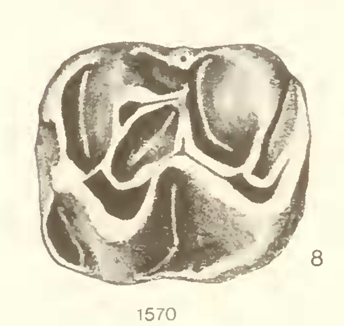
M^2 (Abb. 6, Fig. 8–9): Der Protolophulus mündet in den Protoconus oder Protoconus-Vorderarm ein, der Me-











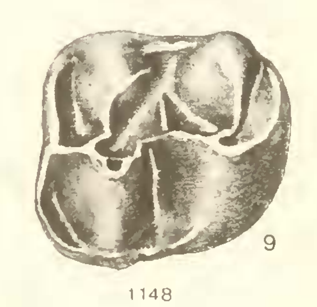










Abb. 6: *Megacricetodon germanicus* AGUILAR aus Puttenhausen. Molaren: li. M_1 (1–3); li. M_2 (4); re. M_3 (5); li. M^1 (6); re. M^1 (7); li. M^2 (8–9); li. M^3 (10–11); re. M^3 (12–13). ×25

talophulus in den Hypoconus-Vorderarm oder Hypoconus. Nur an 2 Zähnen ist am Protoconus-Vorderarm ein kurzer, gegen den Paraconus gerichteter Sporn vorhanden. Der Mesoloph ist an 16 von 27 M^2 kurz bis halblang, an den übrigen Zähnen länger; an 2 Zähnen erreicht er den Labialrand, in 12 Fällen steht er mit dem Ectoloph in Verbindung, der immer vorhanden und meist gut entwickelt ist. An mehreren Zähnen ist der Sinus deutlich nach vorne gebogen.

M^3 (Abb. 6, Fig. 10–13): Der hintere Bereich der Krone ist reduziert, jedoch nicht immer stark abgerundet. An 5 von 19 M^3 sind sowohl Hypoconus als auch Metaconus noch gut entwickelt (Abb. 6, Fig. 13), an 5 Zähnen ist der Metaconus noch sehr deutlich (Abb. 6, Fig. 10–11), an 9 Zähnen verkümmert. An 3 Zähnen tritt der Sinus mit der labialwärts vom Protoconus gelegenen Grube in Verbindung (Abb. 6, Fig. 12). An 8 Zähnen besteht zwischen Protolophulus und Metalophulus ein mehr oder minder deutlicher, longitudinal verlaufender Grat (Abb. 6, Fig. 13). An mehreren Zähnen ist noch ein deutlicher Überrest vom lingualen Anteroloph zu beobachten (Abb. 6, Fig. 12–13).

Vergleiche und Diskussion:

In seiner Bearbeitung der Cricetiden der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns unterschied FAHLBUSCH (1964, S. 51–64) innerhalb der Gattung (bzw. seiner Untergattung) *Megacricetodon* von stratigraphisch unterschiedlichen Fundstellen im wesentlichen nach der Größe die Formen *Democricetodon (Megacricetodon) gregarius bavaricus* (kleinere Form aus Langenmoosen) und *D. (M.) gregarius* aff. *bavaricus* (größere Form aus Roßhaupten, Jettingen und Oggenhof), wobei innerhalb der letzteren in der genannten Reihenfolge der Fundstellen eine Größenzunahme zu verzeichnen ist.

Von MEIN & FREUDENTHAL (1971) wurden ohne weitere Begründung die Untergattungen *Democricetodon* und *Megacricetodon* zu selbständigen Gattungen erhoben, desgleichen die Unterart *M. gregarius bavaricus* zur selbständigen Art. Diesem Gebrauch folgten die meisten späteren Autoren.

ENGESSER (1972: 251) bestimmte die Art aus Anwil als *Megacricetodon gregarius*, obwohl er den wesentlichen Unterschied zwischen der Anwiler Form und der der Typuslokalität La Grive beobachtet hatte: In La Grive ist das Anteroconid des M_1 an $^2/_3$ der Zähne gefurcht, während in Anwil die Zähne mit einfachem Anteroconid überwiegen. Darüber hinaus ist es an keinem Zahn von Anwil so stark zweigeteilt wie beim Typusexemplar von La Grive. Beim Vergleich mit *M. gregarius* aff. *bavaricus* schreibt ENGESSER (1972: 256): „Die gute Übereinstimmung in der Größe und das Fehlen wesentlicher Unterschiede zur Subspecies ‚gregarius' scheinen mir eher für eine Zuordnung der betreffenden Zähne (*M. gregarius* aff. *bavaricus*, Anm. d. Verf.) zu dieser Unterart *Megacricetodon gregarius gregarius)* als zu *gregarius bavaricus* zu sprechen."

1977 beschrieb TOBIEN zwei vordere obere Molaren aus Öhningen, die *M. gregarius* s. lat. zugeordnet wurden.

AGUILAR & CLOUZON machten 1979 neues Material von *M.* aff. *bavaricus* aus Collet Redon bekannt, das ihrer Meinung nach von *M. gregarius* s. str. zu unterscheiden und mit *M.* aff. *bavaricus* aus Oggenhof vergleichbar ist.

1980 trennte AGUILAR die Anwiler und Öhninger Formen von *M. gregarius* und diejenigen aus Collet Redon und Oggenhof von *M.* aff. *bavaricus* ab. Er faßte sie in einer von ihm aufgestellten neuen Art zusammen: *Megacricetodon germanicus*. Diese unterscheidet sich von *M. gregarius* vor allem durch das selten zweigeteilte Anteroconid des M_1, von *M. bavaricus* durch die größeren Maße. Doch beließ er die Formen aus Roßhaupten und Jettingen wegen ihrer geringeren Dimensionen bei *M.* aff. *bavaricus*.

Beim Studium des Puttenhausener Materials ergab sich, daß der Größenvariationsbereich dieser wenigen *Megacricetodon*-Zähne fast so groß ist wie der zusammengefaßte Variationsbereich von *Megacricetodon* aff. *bavaricus* aus Roßhaupten, Jettingen und Oggenhof und *M. gregarius* aus Anwil. Ferner sind die Zähne deutlich größer als die von *M. bavaricus* aus Langenmoosen. Die absoluten Werte sind etwas kleiner als diejenigen der Populationen von Collet Redon und Oggenhof (vgl. Abb. 7). Weiterhin ergab sich, daß der Variationsbereich der mir zum Vergleich vorliegenden Zähne aus Schönenberg dem von Puttenhausen sehr gut entspricht; lediglich für den M_1 ist der Variationsbereich von Schönenberg etwas größer, was aber wohl eine Folge des umfangreicheren Materials (84 Zähne) ist.

Der Vergleich der Mittelwerte der einzelnen Populationen ergibt, daß die Mittelwerte von Schönenberg, Puttenhausen, Jettingen und Anwil immer sehr ähnlich sind, während diejenigen von Collet Redon und Oggenhof größer sind. Der Mittelwert der Langenmoosener Zähne weicht von dem der zuvor genannten Populationen deutlich ab. Morphologisch sind alle Formen der genannten Fundstellen nicht voneinander unterscheidbar.

Nach den zahnmorphologischen Untersuchungen an Gliriden (MAYR 1979: 341) ist die Fauna von Schönenberg jünger als die von Langenmoosen und älter als die von Sandelzhausen; damit ist sie in den Bereich obere MN 5 oder untere MN 6 einzustufen. Dieses Alter wird durch den Nachweis von *Neocometes similis* bestätigt (SCHÖTZ 1981). Für die Fauna von Puttenhausen ergab sich nach einer vorläufigen Bestimmung der Fauna das gleiche Alter wie für Schönenberg: MN 5/6, wobei das Vorkommen von *Anomalomys minor* eher für MN 5 spricht (FAHLBUSCH & WU 1981: 118). Die Alterseinstufung der Faunen von Roßhaupten, Jettingen und Oggenhof durch FAHLBUSCH (1964) erfolgte in erster Linie auf der Grundlage der Belege von *Megacricetodon* aff. *bavaricus* (sensu FAHLBUSCH). Bei der Größenzunahme der *Megacricetodon*-Populationen von Langenmoosen, Roßhaupten, Jettingen

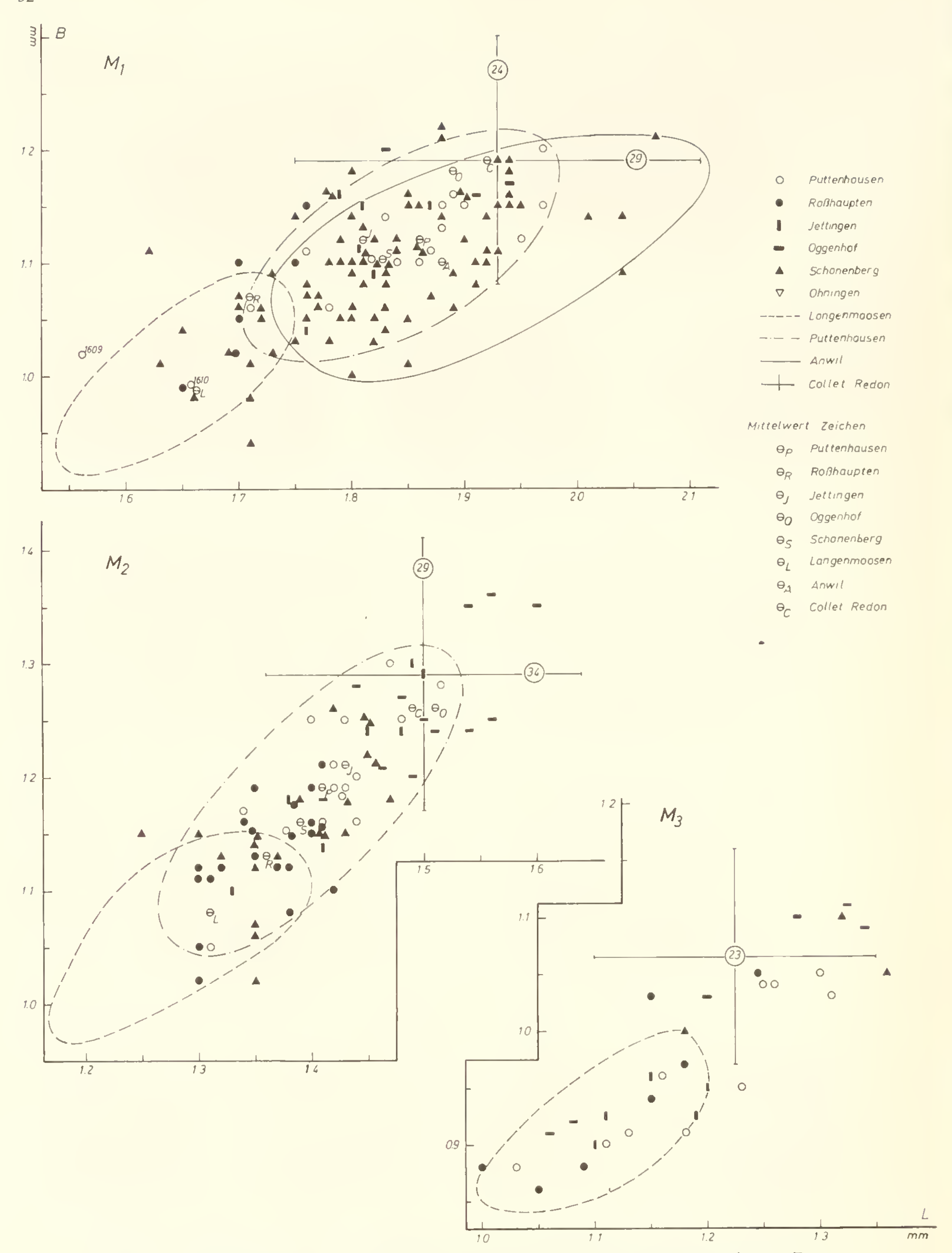


Abb. 7: Längen-Breiten-Diagramme von *Megacricetodon germanicus* AGUILAR aus Puttenhausen. Zum Vergleich die Variationsbereiche von *M. bavaricus* aus Langenmoosen (nach FAHLBUSCH 1964), von „*M.* aff. *bavaricus*" aus Roßhaupten, Jettingen, Oggenhof (nach FAHLBUSCH 1964) und Collet Redon (nach AGUILAR 1979), von „*M. gregarius*" aus Anwil (nach ENGESSER 1972) und Öhningen (nach TOBIEN 1977) und *M. germanicus* aus Schönenberg.

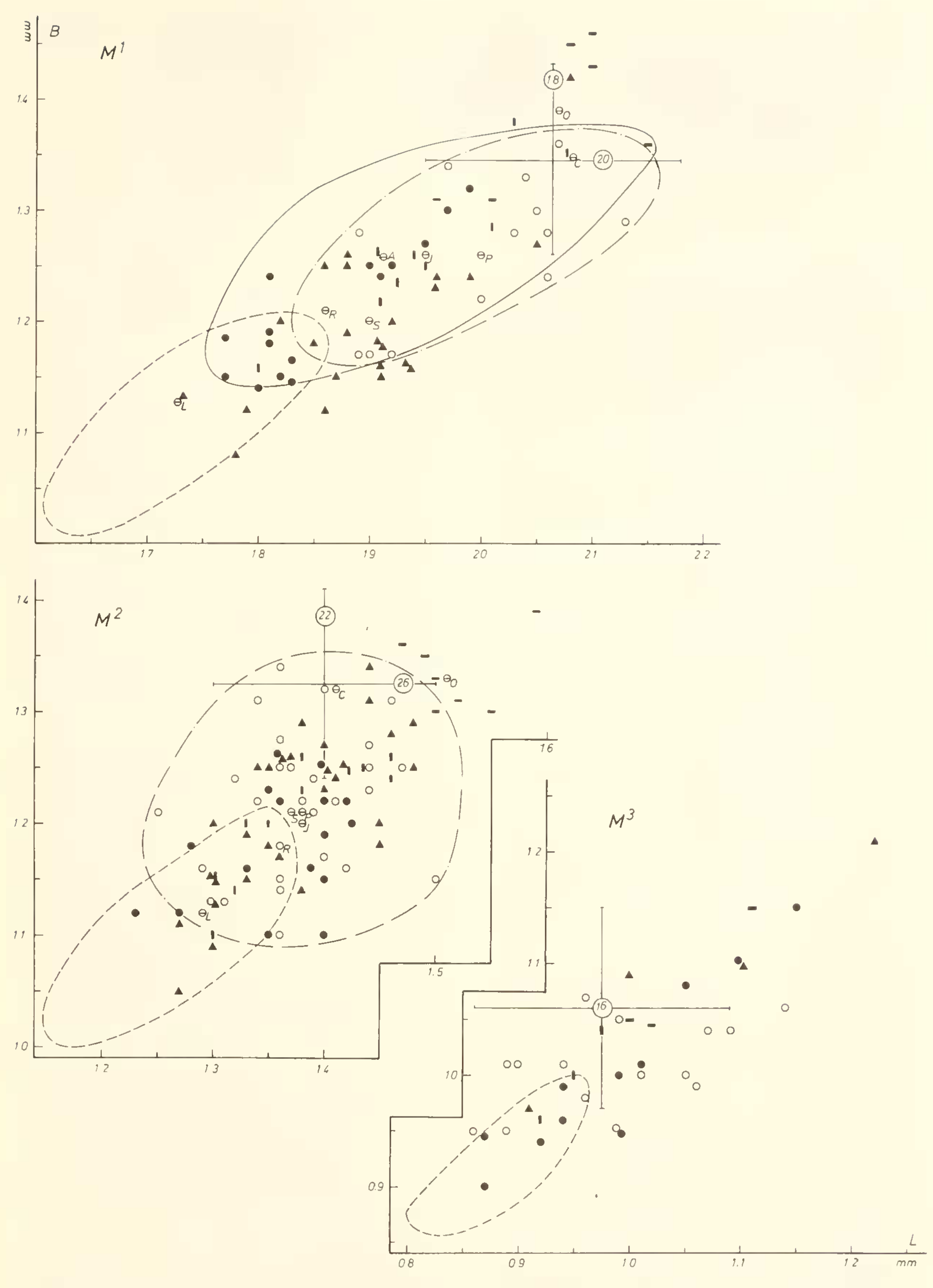

mm
B
M1
1.4
1.3
1.2
1.1
17
18
19
20
21
22
M2
1.4
1.3
1.2
1.1
1.0
1.2
1.3
1.4
1.5
1.6
M3
1.2
1.1
1.0
0.9
0.8
0.9
1.0
1.1
1.2
L
mm

Abb. 7 (Forts.)

und Oggenhof ging FAHLBUSCH davon aus, daß diese Zunahme etwa kontinuierlich erfolgte und den Zeitraum der Faunen Langenmoosen–Sansan–La Grive umfaßte. Da durch die Fauna von Puttenhausen (und Schönenberg) sicher belegt ist, daß *Megacricetodon germanicus* als größerer Nachkomme von *Megacricetodon bavaricus* sicher in der unteren MN 6, wahrscheinlich schon in der höheren MN 5 vorkommt, müssen die stratigraphischen Einstufungen von Roßhaupten, Jettingen und Oggenhof möglicherweise revidiert werden, was jedoch mit Hilfe der Gattung *Megacricetodon* allein nicht möglich ist.

Nach diesen neuen Befunden ergibt sich damit für die Phylogenie der Gattung *Megacricetodon* im Mittelmiozän das folgende Bild: Aus *Megacricetodon collongensis* war zur Zeit der MN 5 (Langenmoosen) die Art *M. bavaricus* entstanden. Noch in der höheren MN 5, spätestens aber in der unteren MN 6 entwickelte sich hieraus sehr schnell unter deutlicher Größenzunahme die Art *M. germanicus*, die über die MN 6, MN 7 und MN 8 hinweg bis zur Fauna von Anwil (Typlokalität) nachgewiesen ist und sich in diesem Zeitraum nicht veränderte. Möglicherweise spaltete sich hiervon eine separate, durch noch etwas größere Maße gekennzeichnete Form ab, die von Oggenhof (MN 7?) und Collet Redon (MN 7) bekannt ist. Zur sicheren Beurteilung dieser Form bedarf es noch weiteren Materials.

Zusammenfassend kann festgestellt werden: Die von AGUILAR (1980) aufgestellte Art *Megacricetodon germanicus* ist durch reiches Material von den Fundstellen Schönenberg und Puttenhausen gut belegt. Die Art unterscheidet sich durch deutlich größere Dimensionen von *M. bavaricus* und durch das einfachere Anteroconid des M_1 von *M. gregarius*. Sie tritt in Süddeutschland ab MN 5/6 auf. Sie umfaßt die bisher als *Megacricetodon* aff. *bavaricus* bezeichneten Populationen von Roßhaupten, Jettingen, Oggenhof und Collet Redon, ferner *Megacricetodon gregarius* aus Anwil und Vermes 2, ebenso *M. gregarius* von Öhningen, obgleich hier wegen zu geringen Materials die Zuordnung noch nicht ganz gesichert ist. Die als *M.* aff. *bavaricus* bezeichnete Population von Vermes 1 (Schweiz), die von ENGESSER et al. (1981: 919) in die MN 5 eingestuft wurde, weist einen ähnlichen Größenvariationsbereich auf wie die von Puttenhausen und sollte ebenfalls *M. germanicus* zugeordnet werden. Die Populationen von Oggenhof und Collet Redon dokumentieren möglicherweise eine von *M. germanicus* abweichende Form, sollte jedoch vorerst noch dieser Art zugeordnet bleiben, solange nicht ausreichendes Material zur Klärung des taxonomischen Status vorliegt.

Ebenfalls vorläufig *M. germanicus* zuzuordnen sind zwei stark korrodierte und abgekaute M_1 aus Puttenhausen, die morphologisch *M. germanicus* sehr ähnlich, aber kleiner sind (1979 XVI 1609: ca. 1,56×1,02, 1979 XVI 1610: ca. 1,66×0,99).

---

[2] Solange keine Entscheidung der Internationalen Kommission für Zoologische Nomenklatur vorliegt (vgl. FREUDENTHAL & FAHLBUSCH 1969), folge ich der Verwendung der Namen „*minor*" und „*schaubi*" im Sinne von FAHLBUSCH (1964).

2.2.2 *Megacricetodon* sp. (Abb. 8)

Material und Maße:

4 M_2	1979 XVI	1611	1,19×0,94
	1979 XVI	1612	1,15×0,97
	1979 XVI	1613	1,18×0,97
	1979 XVI	1614	1,22×0,94
1 M_3	1979 XVI	1616	0,99×0,84
1 M^1	1979 XVI	1596	1,56×1,00

Beschreibung:

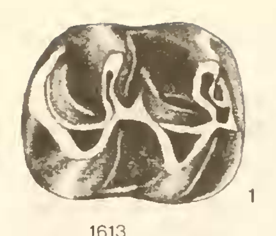
M_2 (Abb. 8, Fig. 1): Der Umriß des Zahnes ist rechteckig, der Zahnrand im Bereich der Innen- und Außenbucht etwas konkav. Der vordere Zahnrand ist gerade oder etwas nach vorne gewölbt. Während das labiale Anterolophid bis zum Zahnrand reicht, ist das linguale kurz und erreicht den Zahnrand nie. Metalophulid und Hypolophulid sind leicht nach vorne gebogen und laufen zueinander parallel. An drei Zähnen mündet das Metalophulid getrennt vom Protoconid-Vorderarm in das Anterolophid ein, an einem Zahn mündet der Protoconid-Vorderarm in das Metalophulid, das mit dem Anterolophid verbunden ist. Das Mesolophid ist sehr kurz und endet am Hinterabhang des Metaconids. Das Sinusid biegt meist nach hinten um.

M_3 (Abb. 8, Fig. 2): An dem einzigen M_3 ist das Anterolophid nicht besonders deutlich entwickelt: das linguale Anterolophid fehlt, das labiale ist auf die vordere Basis des Protoconids beschränkt. Das Sinusid biegt nach hinten um.

M^1 (Abb. 8, Fig. 3): Der einzige vorliegende Zahn ist korrodiert, läßt aber die Morphologie der Krone gut erkennen. Der Anteroconus ist zweigeteilt, sein labialer Höcker ist größer als der linguale. Die von oben her einschneidende Furche ist tief und reicht ungefähr bis zur halben Höhe des Anteroconus. Zwischen Protoconus-Vorderarm und Paraconus besteht eine Gratverbindung. Der Protolophulus ist nach hinten gebogen und mündet in den Protoconus-Hinterarm ein. Der Metalophulus verläuft transversal und mündet in den Hypoconus ein. Der Ectoloph ist nur schwach angedeutet, er tritt nicht mit dem Mesoloph in Verbindung. Der Mesoloph ist dem Metaconus genähert und reicht bis an den labialen Zahnrand. Der Entoloph ist gestreckt. Der Sinus verläuft transversal und biegt nicht nach vorne um.

Diskussion:

Metrisch fallen die Puttenhausener Zähne in die Größenvariationsbereiche mehrerer Formen der Gattung: *Megacricetodon collongensis*, *M.* cf. *collongensis* aus





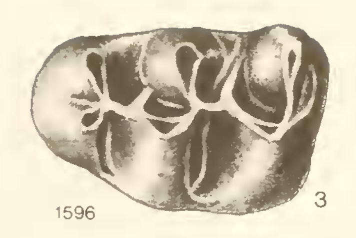


Abb. 8: *Megacricetodon* sp. aus Puttenhausen. Molaren: re. M_2 (1); re. M_3 (2); li. M^1 (3). ×25

Ořechov und Dolnice, *M.* aff. *collongensis* aus Franzensbad, *M. similis* und *gersi*; sie sind ein wenig größer als die von *M. schaubi*[2]. Wegen des zu geringen Materials können wir vorläufig keine exakte Information über die Variationsbereiche der Größe und Morphologie der Form geben. Außerdem fehlt der für die Bestimmung sehr wichtige M_1, so daß eine Artzuweisung dieser Zähne unmöglich ist.

2.3 *EUMYARION* Thaler, 1966

Bei seiner Arbeit über die Cricetiden der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns hat Fahlbusch (1964) mit Hilfe des Originalmaterials von Lartet aus Sansan die von jenem aufgestellte Art „*Cricetodon medium*“ wiedererkannt. Gleichzeitig betrachtete er die von Schaub (1925) beschriebene Art „*Cricetodon helveticum*“ als Synonym zu *Cricetodon medium* (S. 94). Ferner trennte er sie auf Grund der morphologischen Besonderheiten und Maße von dem bis dahin sehr weit gefaßten Genus *Cricetodon* ab und ordnete sie dem amerikanischen Genus *Cotimus* Black, 1961 zu. Aus seiner Untersuchung der 104 Zähne ging hervor, daß es in der Oberen Süßwasser-Molasse zwei Formen von *Cotimus* gibt: *Cotimus* aff. *medius* und *C. bifidus*. Neue Funde in Amerika zeigten jedoch, daß *Cotimus* nicht von *Leidymys* zu unterscheiden ist (Engesser 1979: 29); jedoch bestehen zwischen den amerikanischen und europäischen Formen zu große Unterschiede, als daß sie einer Gattung zugeordnet werden könnten (vgl. Engesser 1979: 29). Für die europäischen Formen ist der von Thaler (1966) aufgestellte Name *Eumyarion* verfügbar. Nach Fahlbusch (1964) verteilen sich die verschiedenen Formen von *Eumyarion* auf zwei Entwicklungsreihen.

Seit Fahlbusch's Arbeit haben mehrere Autoren diese Gattung aus verschiedenen Fundstellen und stratigraphischen Niveaus bearbeitet: La Romieu (Bulot 1978), Buñol (Daams & Freudenthal 1974), Dolnice, Ořechov, Franzensbad, Strakonice und Neudorf (Fejfar 1974), Opole (Kowalski 1967), Anwil (Engesser 1972) und Can Llobateres (Hartenberger 1965). Dabei wurden auch einige neue Arten aufgestellt.

Alles bisher untersuchte Material zeigt, daß die Variabilität bei dieser Gattung sowohl in den Strukturen als auch in den Maßen sehr groß ist. Das zeigt sich auch an dem reichhaltigen Material aus Puttenhausen. Die insgesamt 462 Einzelzähne werden zwei Arten zugeordnet: *E. bifidus* und *E.* cf. *weinfurteri*.

2.3.1 *Eumyarion bifidus* Fahlbusch, 1964)
(Taf. 1, Fig. 1–6; Taf. 2, Fig. 1–8; Taf. 3, Fig. 1–3, 10–11, 14–16; Abb. 9–11; Abb. 14, Fig. 29–39)

v1964 *Cotimus bifidus* nov. sp. – Fahlbusch: S. 78–84; Abb. 1b, 2a, 59, 60a–c, 61a–c, 62a–c; Taf. 7, Fig. 21, 24, 25, 27–29.
v1974 *Cotimus bifidus* Fahlbusch, 1964. – Fejfar: S. 146–147; Abb. 21; Fig. 1–28.
v1974 *Cotimus bifidus* Fahlbusch, 1964. – Fahlbusch, Gall & Schmidt-Kittler: S. 124, 126.
1978 *Eumyarion candeloni* nov. sp. – Bulot, Fig. 3, 8.

Material: 341 Einzelzähne

66 M_1	1979 XVI	496–537, 540–563
58 M_2	1979 XVI	564–613, 615–620, 878, 895
53 M_3	1979 XVI	621–672, 680
62 M^1	1979 XVI	694–755
68 M^2	1979 XVI	756–823
34 M^3	1979 XVI	824–853, 1165, 1187, 1189, 1191

Maße (vgl. auch Abb. 10–11):

	Länge				Breite		
	Min.	Mitt.	Max.	n	Min.	Mitt.	Max.
M_1	1,67	1,91	2,17	65	0,99	1,15	1,25
M_2	1,42	1,58	1,72	53/54	1,08	1,26	1,38
M_3	1,15	1,32	1,44	53/52	0,98	1,09	1,21
M^1	1,83	2,05	2,22	62/57	1,21	1,32	1,45
M^2	1,33	1,47	1,59	67	1,18	1,33	1,45
M^3	0,98	1,09	1,23	34/33	1,03	1,12	1,26

Beschreibung:

M_1 (Taf. 1, Fig. 1–6; Abb. 9, Fig. 1–4; Abb. 14, Fig. 36–37): Normalerweise geht das ungeteilte Anteroconid nach beiden Seiten in ein steil abfallendes Anterolophid über; das labiale ist länger und mehr ausgeprägt als das linguale und reicht bis an die vordere Basis des Protoconids; dagegen zieht das linguale bis zur vorderen Basis des Metaconids. Die zwischen Anteroconid und Metaconid liegende Einbuchtung ist meist sehr deutlich.

1979 XVI

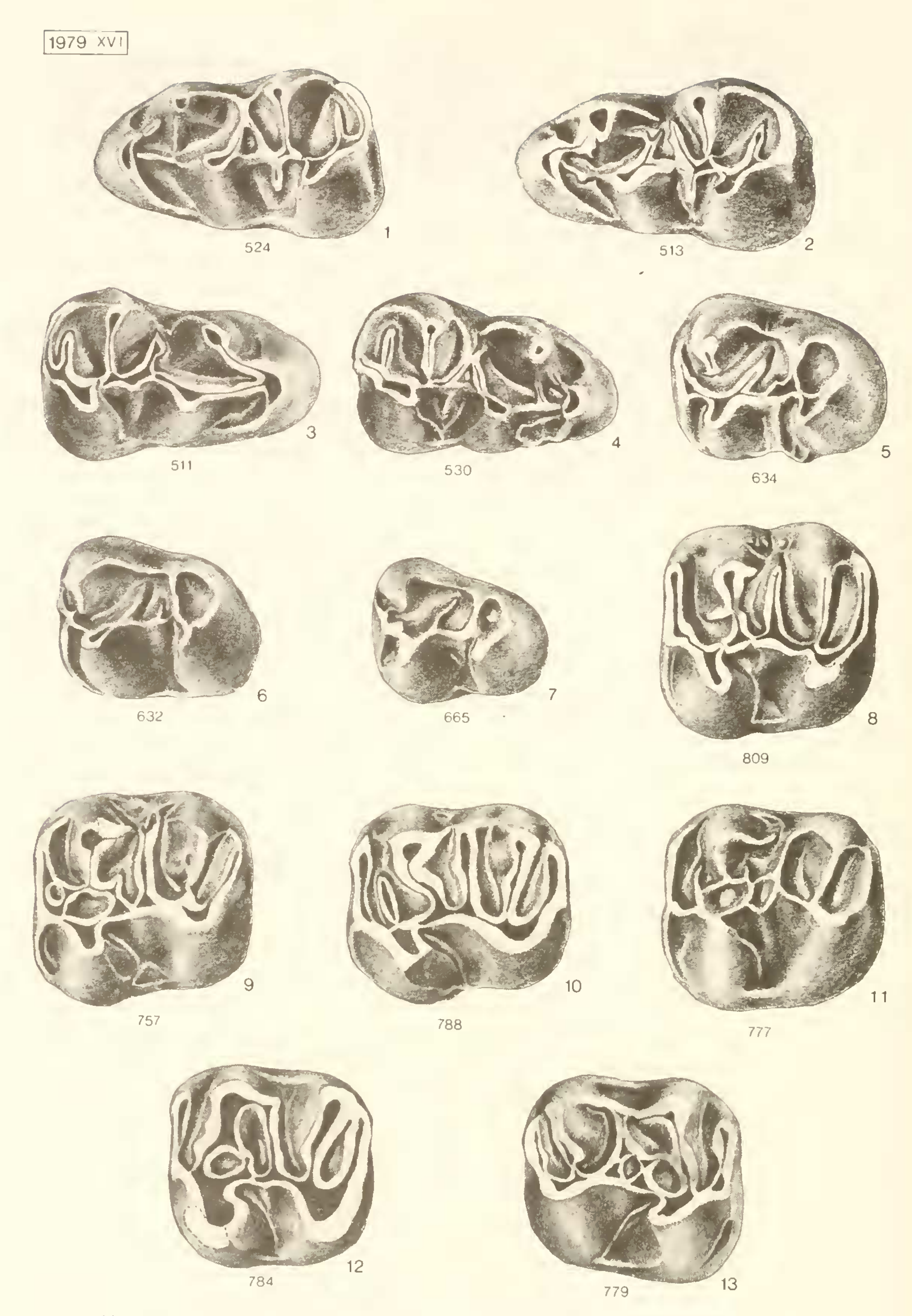


Abb. 9: *Eumyarion bifidus* (FAHLBUSCH) aus Puttenhausen. Molaren: li. M_1 (1–2), re. M_1 (3–4); li. M_3 (5–7); li. M^2 (8–12), re. M^2 (13). ×25

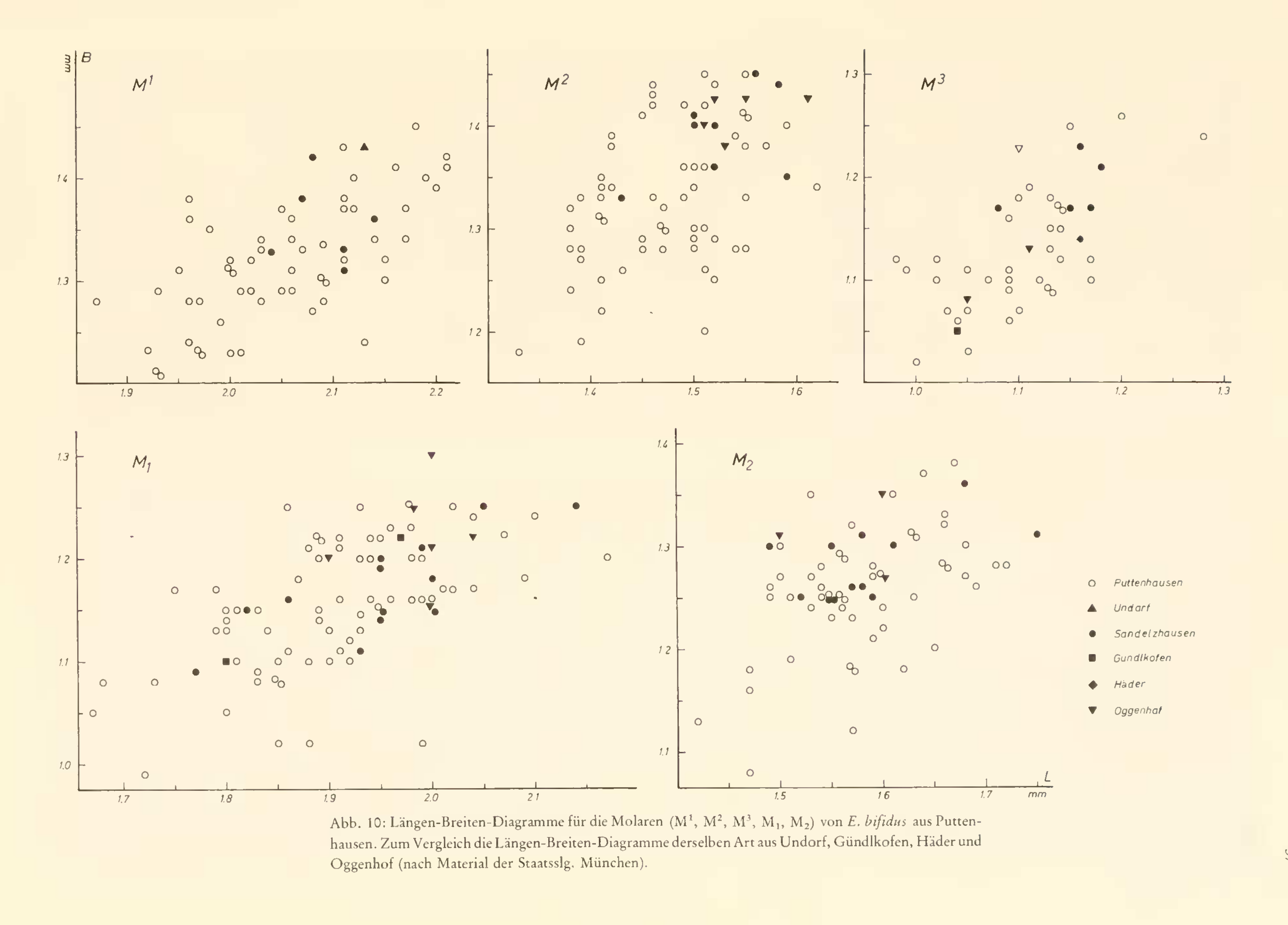


Abb. 10: Längen-Breiten-Diagramme für die Molaren (M^1, M^2, M^3, M_1, M_2) von *E. bifidus* aus Puttenhausen. Zum Vergleich die Längen-Breiten-Diagramme derselben Art aus Undorf, Gündlkofen, Häder und Oggenhof (nach Material der Staatsslg. München).

Das Metaconid ist weitgehend isoliert. Es zeigt oft an seiner Vorder- und Rückseite scharfe Kanten. Die vordere Kante vereinigt sich mit dem Anteroconid entweder an seinem Lingualende (29 Zähne) oder auf seiner Rückseite (18 Zähne). Bei weiteren 14 Zähnen tritt sie mit dem Anteroconid gerade in Berührung, in solchen Fällen ist die Kante sehr kurz. An den übrigen 4 Zähnen fehlt die Metaconid-Vorderkante, so daß das Metaconid nicht mit dem Anteroconid in Verbindung steht (Taf. 1, Fig. 1).

An mehreren Zähnen (13) zieht von der Spitze des Metaconids eine Kante schräg labialwärts herab, die meist stumpf und niedrig ist (Taf. 1, Fig. 5). Nur an 3 Zähnen ist sie ausgeprägt (Taf. 1, Fig. 4). An 6 von diesen Zähnen tritt die Kante mit dem aus dem Anterolophulid lingualwärts hervorragenden Sporn (s. u.) in Berührung (Abb. 9, Fig. 1). An 16 Zähnen befindet sich eine Kante am labialen Hinterabhang des Metaconids, die an 8 Zähnen mit dem Protoconid-Hinterarm in Verbindung steht (Taf. 1, Fig. 3; Abb. 9, Fig. 2).

Das Anterolophulid ist meist vollständig; nur in 4 Fällen ist es unterbrochen (Taf. 1, Fig. 1, 5). Es verläuft gerade nach vorne und mündet in das Anteroconid ein. Oft (33 Zähne) geht ein labialwärts gerichteter Sporn von dem Anterolophulid aus, der entweder kurz ist oder bis an den Zahnrand reicht (Taf. 1, Fig. 1, 2, 4, 5; Abb. 14, Fig. 37). In 29 Fällen befindet sich auf der Lingualseite des Anterolophulids auch ein kurzer Sporn, der manchmal mit der Labialseite oder Labialkante des Metaconids in Berührung kommt (Taf. 1, Fig. 5–6); an einem dieser Zähne ist der Lingualsporn sehr lang und reicht bis an den Zahnrand.

Der schräg rückwärts verlaufende Protoconid-Hinterarm ist an den meisten Zähnen (37 Zähne) etwa halblang. Sein Lingualende biegt sehr oft nach vorne um und steht mit dem Metaconid-Hinterabhang oder dessen labialer Kante in Verbindung (Taf. 1, Fig. 3, 6; Abb. 9, Fig. 4, Abb. 14, Fig. 37). Gelegentlich endet der Protoconid-Hinterarm frei (Taf. 1, Fig. 1, 2, 5; Abb. 14, Fig. 36) oder steht mit dem Mesolophid in Verbindung (Taf. 1, Fig. 4, 6; Abb. 9, Fig. 4). In 12 Fällen ist der Protoconid-Hinterarm lang und reicht bis an den Zahnrand (Abb. 9, Fig. 1), wo er mit dem Mesolophid in Verbindung steht oder nicht. An 14 Zähnen ist er ebenfalls lang, biegt aber nach vorne um und steht mit dem Metaconid-Hinterabhang oder dessen labialer Kante in Verbindung (Abb. 9, Fig. 2). An einem Zahn fehlt der Protoconid-Hinterarm (Abb. 9, Fig. 3).

Das Mesolophid ist meist länger als der Protoconid-Hinterarm oder ungefähr gleich lang. Meistens (40 Zähne) erreicht es den Zahnrand und steht oft mit der von der Spitze des Entoconids herabziehenden Kante in Verbindung. In 16 Fällen erreicht das Mesolophid den Zahnrand nicht, an 9 Zähnen ist es etwa halblang (Taf. 1, Fig. 6; Abb. 14, Fig. 36).

Das Ectolophid ist an 3 Zähnen unterbrochen und verläuft parallel dem Zahnrand. Das Hypolophulid ist in 14 Fällen an der Verbindungsstelle mit dem Ectolophid stark eingeschnürt (Taf. 1, Fig. 4; Abb. 14, Fig. 37). In 8 Fällen endet es frei (Taf. 1, Fig. 1, 5). Der kräftige Hypoconid-Hinterarm verläuft in der Regel parallel dem Posterolophid und endet frei; nur in 4 Fällen verbindet er sich mit dem Posterolophid. An 3 Zähnen ist er klein und steht dem Posterolophid sehr nahe (Taf. 1, Fig. 3, 5). Ein Ectomesolophid ist immer vorhanden: Es ist an 17 Zähnen stark, an 38 Zähnen mäßig entwickelt; nur in 10 Fällen ist es sehr schwach.

M_2 (Taf. 3, Fig. 1–3; Abb. 14, Fig. 38): Das Anterolophid ist normal, nur an einem Zahn biegt sein labialer Ast nach hinten ab und verläuft am Protoconid entlang bis zur vorderen labialen Basis des Hypoconids, bildet also das kräftige Labialcingulum des Zahnes (Taf. 2, Fig. 1). Der Protoconid-Hinterarm ist sehr oft länger als das Mesolophid. Mit Ausnahme von 4 Zähnen sind die zwei Mittelsporne verbunden (Taf. 3, Fig. 1, 3). Nur an 2 Zähnen fehlt das Mesolophid (Taf. 3, Fig. 2). An 2 Zähnen ist das Mesolophid länger als der Protoconid-Hinterarm.

Der Hypoconid-Hinterarm ist stets gut entwickelt. Er verläuft parallel dem Posterolophid und verbindet sich mit jenem oder endet frei (Abb. 14, Fig. 38). Das Hypolophulid endet in 6 Fällen frei. Das Ectolophid ist – mehr als am M_1 – dem labialen Zahnrand genähert, meistens verläuft es parallel zur Längsrichtung des Zahnes oder ist ein wenig zum Entoconid hin gerichtet. Das Ectomesolophid ist gut entwickelt; nur an 4 Zähnen ist es sehr schwach, an 2 Zähnen fehlt es.

M_3 (Taf. 3, Fig. 10–11; Abb. 9, Fig. 5–7; Abb. 14, Fig. 39): Es ist schwer, jeden der insgesamt 73 M_3 von *Eumyarion* aus Puttenhausen einer der beiden Arten zuzuordnen. Größenmäßig sind die beiden nicht auseinanderzuhalten (Abb. 11). Jedoch kann man sie nach der Morphologie in zwei Gruppen aufteilen, welche aber nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind.

Bei der ersten Gruppe verläuft der Protoconid-Hinterarm schräg rückwärts, während das Hypolophulid mehr oder minder transversal steht. Der Abstand zwischen Protoconid-Hinterarm und Hypolophulid ist etwas größer als bei der zweiten Gruppe. Zwischen den beiden Graten befindet sich manchmal ein kurzes Mesolophid. Nur an einem Zahn ist ein Hypoconid-Hinterarm vorhanden. Das Ectolophid verläuft parallel dem labialen Zahnrand (Abb. 9, Fig. 5, 7; Abb. 14, Fig. 39) oder diagonal nach hinten (Taf. 3, Fig. 10–11, Abb. 9, Fig. 6). Ein Ectomesolophid ist vorhanden oder fehlt. Die Zähne dieser Gruppe sind wohl *E. bifidus* zuzuordnen (vgl. S.).

Bei der zweiten Gruppe stehen der Protoconid-Hinterarm und das Hypolophulid einander mehr oder minder nahe, sie verlaufen parallel zueinander, schräg nach rückwärts. Ein Mesolophid fehlt. Das Ectolophid steht meist diagonal. Ein Ectomesolophid ist selten vorhanden. Die Zähne dieser Gruppe gehören wahrscheinlich zu *E.* cf. *weinfurteri*.

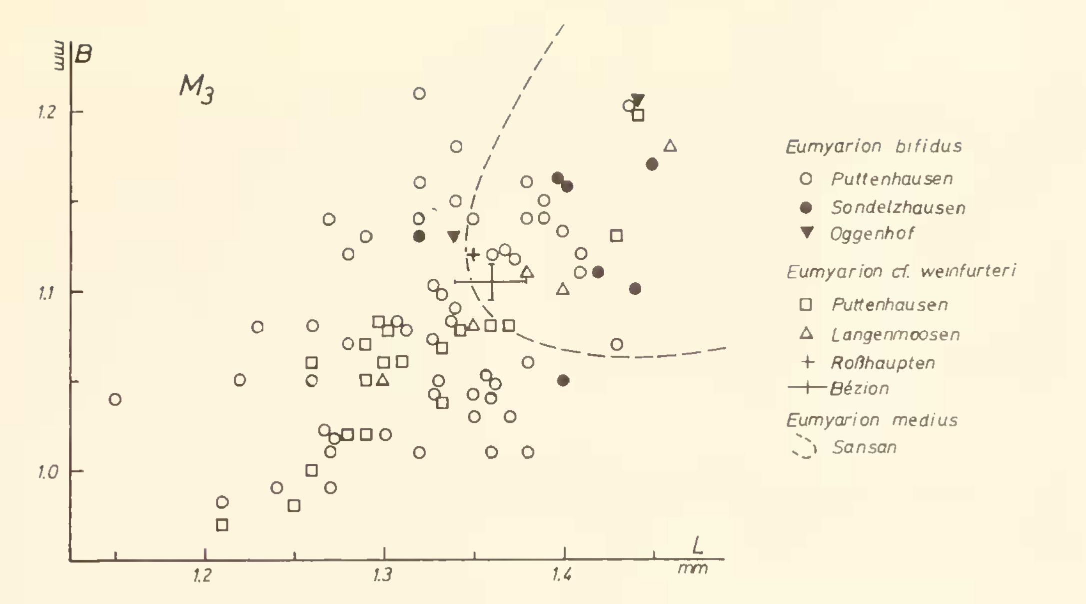


Abb. 11: Längen-Breiten-Diagramme für M_3 von *E. bifidus* und *E.* cf. *weinfurteri* aus Puttenhausen. Zum Vergleich die Längen-Breiten-Diagramme für denselben Zahn von *E.* cf. *weinfurteri* aus Langenmoosen ?, Roßhaupten und *E. bifidus* aus Sandelzhausen und Oggenhof und von *E.* cf. *weinfurteri* aus Bézian (nach BULOT 1978) und von *E. medius* aus Sansan (nach Material des Museums Basel).

M^1 (Taf. 2, Fig. 1–4; Abb. 14, Fig. 29–31): Der labiale Zahnrand ist an fast allen Zähnen auffallend wellig. Im Bereich des Anterosinus und Mesosinus ist der Zahnrand etwas konkav, und ein labiales Cingulum fehlt. Das ist ein deutliches Merkmal, mit dem man *E. bifidus* von anderen bisher uns bekannten Arten (*medius*-Reihe) dieser Gattung unterscheiden kann: Bei den anderen Arten ist der labiale Zahnrand fast gerade, und es findet sich stets ein Cingulum, dessen vorderer Teil von dem Labialabhang des Anteroconus herabzieht. Dagegen ist das „Cingulum" bei *E. bifidus* die Verlängerung des vorderen Quersporn oder des rückwärts gerichteten Sporns des labialen Anteroconushügels (s. u.).

Zwischen Protoconus und Hypoconus ist stets ein mehr oder weniger deutlich entwickeltes Cingulum vorhanden. Der Anteroconus ist schmal und viereckig. Zwischen Anteroconus und Protoconus ist stets eine Einbuchtung – Protosinus – vorhanden. Ein Protosinus-Cingulum fehlt meistens; wenn ein solches dennoch vorhanden ist, liegt es nur an der vorderen Basis des Protoconus (15 Zähne) und ist gelegentlich nur als ein mehr oder minder deutliches Höckerchen ausgebildet (6 Zähne). Das Fehlen des Protosinus-Cingulums ist auch einer der wichtigen Unterschiede gegenüber den Arten der *medius*-Reihe. An 5 Zähnen kann man auf der Vorderseite des Protoconus einen vom Protoconus-Vorderarm ausgehenden Fortsatz erkennen (Taf. 1, Fig. 3; Abb. 14, Fig. 29).

Die Zweiteilung des Anteroconus ist nicht immer so stark wie am Typus. Auch kann man nicht immer das basale Vordercingulum und die von vorne her einschneidende Furche beobachten. Im vorliegenden Material ist an 25 Zähnen ein stark zweigeteilter Anteroconus vorhanden (Taf. 2, Fig. 2; Abb. 14, Fig. 30); von diesen zeigen 19 Zähne ein basales Vordercingulum. An 34 Zähnen ist der Anteroconus nicht so stark zweigeteilt (Taf. 2, Fig. 1; Abb. 14, Fig. 31); darunter befinden sich 10 Zähne mit einem nicht gut entwickelten basalen Vordercingulum.

Mit Ausnahme von 3 Zähnen befindet sich an allen Stücken ein vom labialen Anteroconushügel rückwärts ziehender Sporn (Anteroconussporn). Meistens vereinigt er sich mit dem vorderen Quersporn; infolge verschiedener Entstehungen möchte ich ihn eher „Vorderer Quersporn (VQ)" (im Sinne von FAHLBUSCH 1964) als „Labialer Sporn des Anterolophulus" nennen – siehe unten, S. . Nach der Vereinigung verläuft er weiter schräg rückwärts bis zum labialen Zahnrand, dann den Zahnrand entlang bis zur vorderen Basis des Paraconus, riegelt also den Anterosinus ab. In einigen Fällen vereinigen sich die beiden nicht, sondern es zieht entweder der vordere Quersporn oder Anteroconussporn allein zum Paraconus (Abb. 14, Fig. 30–31). Diese Ausbildung kennt man von anderen *Eumyarion*-Arten nicht. Der Anteroconus besitzt gelegentlich (9 Zähne) 1–2 rückwärts gerichtete, von den Anteroconushügeln ausgehende Sporne (Taf. 2, Fig. 3; Abb. 14, Fig. 31).

Bei dem mir vorliegenden Material sind die vorderen Quersporne komplizierter als bei dem bisher bekannten Material aus der OSM Bayerns. An 22 Zähnen besteht ein vom Protoconus-Vorderarm ausgehender vorderer Quersporn (Abb. 14, Fig. 30–31), der gelegentlich gegabelt ist

(VQ II). An dem größeren Teil der Zähne (37) gibt es zwei vordere Quersporne: einer – VQ I – entsteht am lingualen Anteroconushügel oder an der Verbindungsstelle von Anteroconus und Anterolophulus; der andere – VQ II – am Protoconus-Vorderarm. Die beiden laufen parallel (13 Zähne) (Taf. 2, Fig. 1) oder vereinigen sich (23 Zähne) miteinander (Taf. 2, Fig. 2, 4; Abb. 14, Fig. 29). Nur an 3 Zähnen findet sich ein einfacher vorderer Quersporn, der vom lingualen Anteroconushügel (1979 XVI 737) oder der Verbindungsstelle von Anteroconus und Anterolophulus (Taf. 2, Fig. 3) ausgeht (VQ I).

Mit Ausnahme von 8 Zähnen besitzt der Paraconus einen gut entwickelten rückwärts gerichteten Sporn (Ectoloph), der sehr oft (39 Zähne) mit dem Mesoloph in Verbindung steht (Taf. 2, Fig. 3–4). Der hohe, schmale und lange Mesoloph ist stets nach vorne ausgebuchtet, und mit Ausnahme von 9 Zähnen erreicht er den äußeren Zahnrand, wo er nach hinten umbiegt und meistens mit dem Metaconus in Verbindung tritt. Im allgemeinen sind Paraconus und Metaconus sehr plump; ihr Vorderabhang ist geschwollen, so daß sie viereckig aussehen. An 29 Zähnen findet sich ein schwach (23 Zähne) oder mäßig (6) entwikkelter Entomesoloph. An einem Zahn (1979 XVI 751) ist der Entomesoloph sehr kräftig entwickelt und verläuft bis zum lingualen Zahnrand, wo er in einem Höckerchen endet.

M^2 (Taf. 2, Fig. 5–8; Abb. 9, Fig. 8–11; Abb. 14, Fig. 32–33): Der labiale Anteroloph ist lang und kräftig. Der linguale Anteroloph ist stark reduziert: meistens ist er als Fortsatz des labialen Anterolophs oder als Cingulum mehr oder minder deutlich entwickelt; an 16 Zähnen ist er ganz schwach (6) oder verschwunden (10). Im allgemeinen besitzt der Paraconus einen gut entwickelten, rückwärts gerichteten Ectoloph; mit Ausnahme von 8 Zähnen verbindet er sich mit dem Mesoloph. Der Mesoloph ist, wie am M^1, hoch, lang, schmal und fast immer nach vorne ausgebuchtet; meistens erreicht er den äußeren Zahnrand (59 Zähne), wo er nach hinten umbiegt und oft (44 Zähne) mit dem Metaconus in Verbindung steht. An 7 Zähnen biegt der Mesoloph vor Erreichen des Zahnrandes nach rückwärts um; hierbei entsteht zusammen mit dem Ectoloph eine etwa geradlinige Verbindung zwischen Paraconus und Metaconus (Abb. 9, Fig. 13), welche sonst immer S-förmig gebogen ist. An einem Zahn (Abb. 9, Fig. 12) ist der Mesoloph gerade, kurz und biegt nicht nach hinten um und steht nur mit dem Paraconus in Verbindung. An dem anderen Zahn (Abb. 9, Fig. 8) steht der Mesoloph weder mit dem Metaconus noch dem Ectoloph in Verbindung.

Der Protolophulus ist, wie Fahlbusch als besonders wichtiges Merkmal hervorhob (1964), verdoppelt. Der Protolophulus I ist an 31 Zähnen nach vorne ausgebuchtet und mündet in die Labialseite des Protoconus oder in den Protoconus-Vorderarm ein (Taf. 2, Fig. 7–8; Abb. 9, Fig. 12–13; Abb. 14, Fig. 32–33). An 26 Zähnen verläuft der Protolophulus I erst nach vorne, dann biegt er in einem scharfen Knick lingualwärts um und mündet auch in den Protoconus oder Protoconus-Vorderarm ein (Taf. 2, Fig. 6; Abb. 9, Fig. 9, 11). An 4 von diesen 26 Zähnen verbindet sich der Protolophulus I sowohl mit dem Paraconus als auch dem Anteroloph, so daß sich zwischen Anteroloph und Protolophulus I ein allseits geschlossener Trichter befindet (Abb. 9, Fig. 9). An 8 Zähnen ist die Verbindung zwischen Paraconus und Protolophulus I teilweise oder ganz unterbrochen; an 6 dieser Zähne vereinigt der Protolophulus I sich nur mit dem Anteroloph (Taf. 2, Fig. 5); an einem Zahn endet er frei (Abb. 9, Fig. 10). Der Protolophulus II ist an 26 Zähnen nach hinten ausgebuchtet (Taf. 2, Fig. 8; Abb. 9, Fig. 10, 12; Abb. 14, Fig. 32). An den übrigen 42 Zähnen verläuft er erst nach hinten, dann biegt er in einem scharfen Knick lingualwärts um und mündet in den Entoloph ein (Taf. 2, Fig. 5–7; Abb. 9, Fig. 9, 11, 13; Abb. 14, Fig. 33); an 23 von diesen Zähnen beobachtet man, daß von der Stelle des Knicks noch ein kleiner Sporn ausgeht, dem ein solcher vom Mesoloph entgegenkommt. Die zwei Sporne verbinden sich miteinander, so daß zwischen Mesoloph und Protolophulus II ein Trichter entsteht (Abb. 9, Fig. 11, 13; Abb. 14, Fig. 33). Auch wenn die Zahnkrone stark abgekaut ist, kann man ihn noch erkennen. Gelegentlich (9 Zähne) besteht auch eine ähnliche Verbindung zwischen Metalophulus und Posteroloph (Abb. 14, Fig. 32).

Der Metalophulus verläuft meistens transversal oder etwas nach vorne und mündet in den Hypoconus-Vorderarm oder die Labialseite des Hypoconus ein. An einem Zahn (1979 XVI 813) verläuft er nach hinten und kommt mit dem Posteroloph in Berührung. An einigen Zähnen ist der Metalophulus stark eingeschnürt; an 2 Zähnen ist er weitgehend unterbrochen. Wie am M^1 ist zwischen Protoconus und Hypoconus immer ein mehr oder minder deutlich entwickeltes Cingulum vorhanden, durch das der Sinus an der Basis geschlossen ist. Bei 58 beobachteten Zähnen fehlt der Entomesoloph an 24 Zähnen. An 8 Zähnen ist er mäßig entwickelt, an 26 Zähnen schwach.

M^3 (Taf. 3, Fig. 14–16; Abb. 14, Fig. 34–35): Die Mehrzahl der M^3 aus Puttenhausen ermöglicht die Aufteilung der Zähne von *Eumyarion* auf zwei deutlich verschiedene Gruppen: *E.* cf. *weinfurteri* und *E. bifidus*.

Für die Unterscheidung des *E. bifidus* von *E.* cf. *weinfurteri* muß man vom Aufbau des M^2 ausgehen: Der Ectoloph ist meistens stark entwickelt. Der Mesoloph ist lang, oft erreicht er den äußeren Zahnrand. Die Ausbildung des Protolophulus am M^2 spiegelt sich in derjenigen des M^3 wider. So besitzt auch der M^3 von *E. bifidus* einen doppelten Protolophulus. Daraus resultiert der meist kurze Anterosinus und die zweigeteilte linguale Grube, die von Fahlbusch in seiner Abb. 62c schon dargestellt wurde. Der Knick am Protolophulus II ist fast immer vorhanden, am Protolophulus I nur gelegentlich (Taf. 3, Fig. 14–15). So ist der Entoloph meist nicht geradlinig wie bei *E.* cf. *weinfurteri*, sondern S-förmig; die linguale

Grube ist nicht oval wie bei *E.* cf. *weinfurteri*, sondern unregelmäßig. Zusätzliche Verbindungen zwischen Anteroloph und Protolophulus I, Protolophulus II und Mesoloph, Mesoloph und Metalophulus oder Metalophulus und Posteroloph finden sich jeweils an einigen Zähnen, deshalb kann man mehrere kleine Trichter auf der Abkaufläche der Zahnkrone beobachten (Taf. 3, Fig. 14, 16). Das hintere linguale Cingulum, das dem zwischen Protoconus und Hypoconus an M^1 und M^2 entspricht, ist an 17 Zähnen mehr oder weniger deutlich entwickelt (Taf. 3, Fig. 15–16; Abb. 14, Fig. 34). An nur 6 Zähnen findet sich ein vorderes linguales ,,Cingulum" (Taf. 3, Fig. 15–16).

Vergleiche und Beziehungen:

Bisher ist die Art *E. bifidus* in der OSM Bayerns aus Undorf, Puttenhausen, Sandelzhausen, Gündlkofen, Häder und Oggenhof bekannt, wobei Puttenhausen die bestbelegte Fundstelle darstellt.

Die Bearbeitung des *E. bifidus* aus Puttenhausen ergab, daß die Ausbildung der Mittelsporne des M_1 das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal darstellt. So zeigt sich im Vergleich der Fundstellen Gündlkofen, Sandelzhausen und Oggenhof folgende Entwicklungstendenz dieser Sporne: Beim Puttenhausener Material ist der Protoconid-Hinterarm an 37 von 66 M_1 halblang, biegt sehr oft nach vorne um und steht mit dem Hinterabhang des Metaconids in Verbindung; nur an 12 Zähnen erreicht der Protoconid-Hinterarm den lingualen Zahnrand, an dem er mit dem gleichlangen Mesolophid verbunden ist. Beim Sandelzhausener Material jedoch erreicht der Protoconid-Hinterarm an 15 von 19 M_1 den Zahnrand (inklusive der noch nicht bearbeiteten Zähne; stark abgekaute Zähne sind nicht berücksichtigt) (vgl. Fahlbusch 1964, Abb. 59a). An 5 der 6 M_1 aus Oggenhof (ein weiterer Zahn soll der *medius*-Reihe zugeordnet werden, s. u.) erreicht der Protoconid-Hinterarm den lingualen Zahnrand (vgl. Fahlbusch, 1964, Abb. 59b). Die beiden vorliegenden M_1 aus Gündlkofen (vgl. Fahlbusch, 1964, Abb. 59 c–d) gleichen in der Ausbildung der Mittelsporne der Mehrzahl der Puttenhausener M_1 (halblanger Protoconid-Hinterarm und das bis zum Zahnrand reichende Mesolophid).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß im Laufe der Zeit der Protoconid-Hinterarm bei *E. bifidus* länger wird. Daraus folgt, daß die Faunen von Oggenhof und Sandelzhausen jünger sind als die von Puttenhausen und Gündlkofen.

Zu *E. bifidus* gestellt werden sollte meiner Meinung nach auch der M^3 von Häder (Fahlbusch 1964: 75), dessen Lingualgrube wegen des verdoppelten Protolophulus zweigeteilt ist.

Außerhalb der OSM Bayerns wurde *E. bifidus* noch aus Strakonice (CSSR, MN 5; Fejfar, 1974: 146, Abb. 21, Fig. 1, 28) beschrieben. Auch der als *E. candeloni* beschriebene M_1 (Bulot, 1978: Abb. 3) und wahrscheinlich der M_3 (Abb. 8) aus Bézian (MN 4) sollen *E. bifidus* zugeordnet werden. Der M_1 zeigt die typischen Merkmale von *E. bifidus*: das isolierte Metaconid, den halblangen und nach vorne umbiegenden Protoconid-Hinterarm, das bis zum Zahnrand reichende Mesolophid und einen gut entwickelten Hypoconid-Hinterarm. Der M_3 ist durch einen deutlichen und frei endenden Hypoconid-Hinterarm und das dem labialen Zahnrand parallel laufende Ectolophid gekennzeichnet.

Nicht zu *E. bifidus* gehören die Zähne aus Giggenhausen und ein M_1 aus Oggenhof (1963 IX 35), die dem Zahnbau und den Maßen nach der *medius*-Reihe zugeordnet werden sollen (s. S.). Auch die aus Opole als *E. bifidus* beschriebenen Reste (2 M_2) gehören wegen des diagonal nach hinten hin verlaufenden Ectolophids wahrscheinlich zur *medius*-Reihe.

Die Art *E. bifidus* ist bisher nur in Europa nachgewiesen. Sie lebte von MN 4 (Bézian) bis MN 7? (Oggenhof). In der Zeit der MN 8 (Giggenhausen) ist sie schon verschwunden.

2.3.2 *Eumyarion* cf. *weinfurteri* (Schaub & Zapfe, 1953)

(Taf. 1, Fig. 7–13; Taf. 2, Fig. 9–15; Taf. 3, Fig. 4–7, 8–9, 12–13; Abb. 11–13; Abb. 14, Fig. 12–22)

1963 *Cricetodon* sp. – Freudenthal: S. 77; Taf. 1, Fig. 21–22.
Pars v1964 *Cotimus* aff. *medius* (Lartet, 1851). – Fahlbusch: S. 74–78; Abb. 55–56; Taf. 7, Fig. 14–20.
v1964 *Cotimus bifidus* nov. sp. – Fahlbusch: Taf. 7, Fig. 30.
1972 *Cotimus helveticus* Schaub 1925. – Bulot: S. 354–355; Abb. 3.
v1972 *Cotimus* sp. – Engesser: Abb. 111: 8.
1978 *Eumyarion candeloni* nov. sp. – Bulot: S. 373–381; Abb. 1–2, 4–7, 9–13.
?1980 *Eumyarion* aff. *medius* (Lartet, 1851). – Aguilar: S. 173; Taf. 5, Fig. 21–22.
?1980 *Eumyarion* sp. – Aguilar: S. 173–174; Taf. 3, Fig. 14.

Material: 121 Einzelzähne

24 M_1	1979 XVI	538, 539, 854–875
19 M_2	1979 XVI	614, 876, 877, 879–894
20 M_3	1979 XVI	673–679, 681–693
23 M^1	1979 XVI	896–918
14 M^2	1979 XVI	919–932
21 M^3	1979 XVI	933–951, 1188, 1190

Maße (vgl. auch Abb. 11, 13):

	Länge				Breite		
	Min.	Mitt.	Max.	n	Min.	Mitt.	Max.
M_1	1,58	1,73	1,89	23/24	0,90	1,05	1,18
M_2	1,35	1,45	1,59	19	1,05	1,17	1,26
M_3	1,21	1,30	1,43	20/18	0,97	1,05	1,16
M^1	1,76	1,77	1,95	23/23	1,15	1,20	1,36
M^2	1,30	1,38	1,47	13/12	1,14	1,25	1,41
M^3	0,88	1,00	1,09	21/20	1,00	1,06	1,13

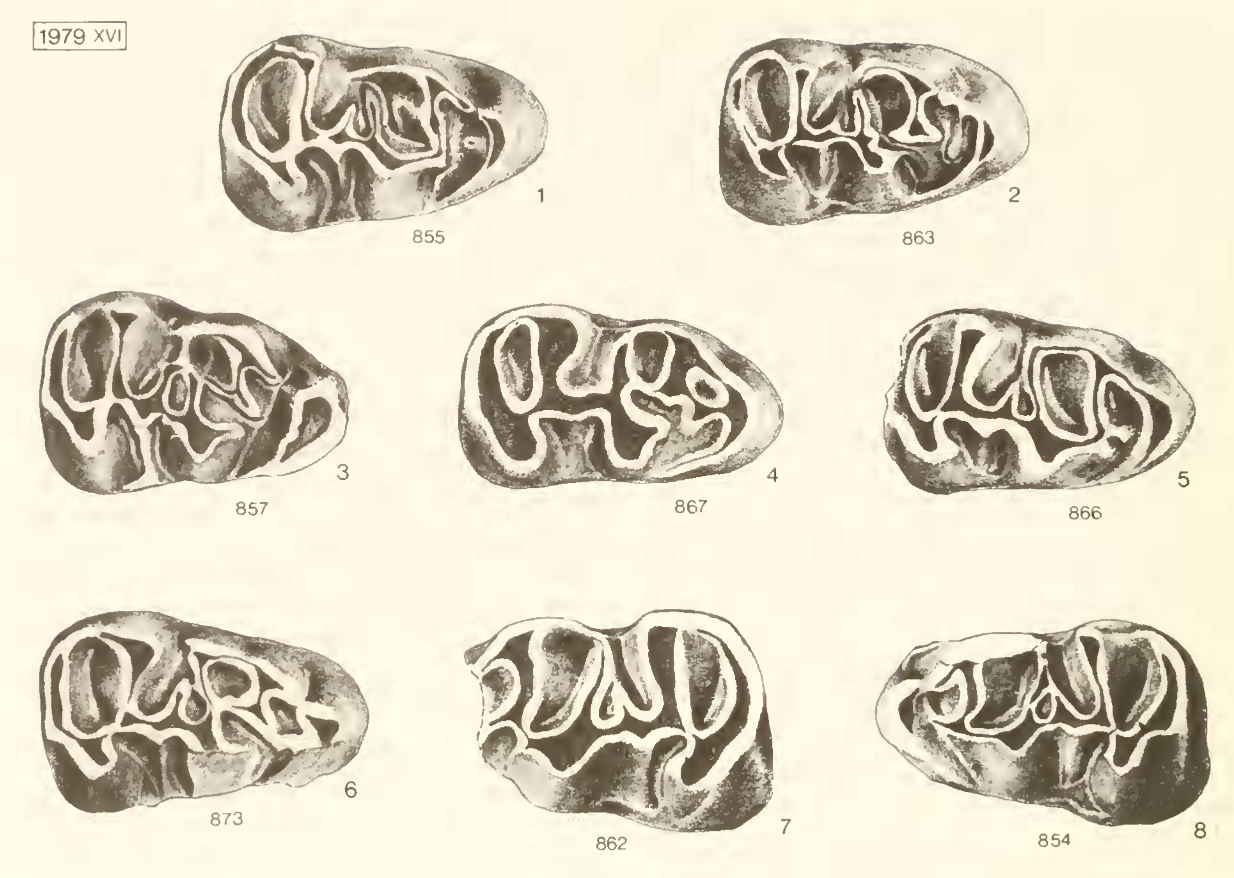


Abb. 12: *Eumyarion* cf. *weinfurteri* (SCHAUB & ZAPFE) aus Puttenhausen. re. M_1 (1–6), li. M_1 (7–8). ×25

Beschreibung:

M_1 (Taf. 1, Fig. 7–13; Abb. 12, Fig. 1–8; Abb. 14, Fig. 19): Das ungeteilte Anteroconid geht nach beiden Seiten in ein steil abfallendes Anterolophid über; das linguale, das mit einer vom Metaconid nach vorne absteigenden Kante in Verbindung steht, ist kürzer und höher als das labiale, das sich bis zur vorderen Basis des Protoconids erstreckt. Die Einbuchtung zwischen Anteroconid und Metaconid ist nicht deutlich ausgebildet.

Das Metalophulid ist immer deutlich ausgebildet, ist wenig nach vorne gebogen oder verläuft schräg vorwärts. In 12 Fällen endet es frei, an einem dieser Zähne ist das labiale Ende stark verdickt (Abb. 12, Fig. 2); in 10 Fällen mündet es in das Anterolophulid eein; an 2 stark abgekauten Zähnen ist es nach hinten gebogen und mündet in die Lingualseite des Protoconids ein. An 2 Zähnen ist das Labialende des Metalophulids zweigeteilt; in diesem Fall ist das Anterolophulid unterbrochen, der vordere Ast des Metalophulids steht mit dem Anterolophulid in Verbindung, der hintere mit dem Protoconid an seiner vorderen lingualen Ecke (Abb. 12, Fig. 7; Abb. 14, Fig. 19).

An 7 Zähnen beobachtet man, daß sich am Hinterabhang des Metaconids eine Kante befindet (Taf. 1, Fig. 9, 11, 13; Abb. 12, Fig. 1, 3, 4, 6), die sich nach hinten richtet und mit dem Protoconid-Hinterarm in Verbindung steht. Das Anterolophulid ist meistens unterbrochen (14 Zähne) oder fehlt vollkommen (5 Zähne; Taf. 1, Fig. 8–9), nur an 4 Zähnen ist es vollständig (Taf. 1, Fig. 11, 13).

Normalerweise ist der Protoconid-Hinterarm länger als das Mesolophid und verläuft transversal oder schräg rückwärts. In 16 Fällen erreicht er den lingualen Zahnrand, wo er mit der von der Spitze des Metaconids herabziehenden Kante in Verbindung steht; gelegentlich (4 Zähne; Abb. 12, Fig. 1; Abb. 14, Fig. 19) erreicht er den lingualen Zahnrand nicht. An 8 Zähnen tritt der Protoconid-Hinterarm vor Erreichen des Zahnrandes mit dem Mesolophid in Verbindung (Taf. 1, Fig. 10–13; Abb. 12, Fig. 6, 8). An einem stark abgekauten Zahn sind der Protoconid-Hinterarm und das Mesolophid etwa halblang. Selten (2 Zähne, Taf. 1, Fig. 9) ist der Protoconid-Hinterarm sehr kurz, während das Mesolophid schräg vorwärts verläuft und bis zum lingualen Zahnrand reicht (diese Erscheinung kann man auch bei *E. medius* beobachten). An einem Zahn erscheinen Protoconid-Hinterarm und Mesolophid halblang (Abb. 12, Fig. 3), tatsächlich erreicht aber der Protoconid-Hinterarm den Zahnrand. Das normalerweise halblange Mesolophid ist, wie oben bereits

erwähnt, oft kürzer als der Protoconid-Hinterarm; nur an 2 Zähnen verläuft es bis zum Zahnrand. An 2 Stücken (Taf. 1, Fig. 7; Abb. 12, Fig. 4) fehlt das Mesolophid (wie bei *E. medius*).

Das Ectomesolophid besteht fast an allen Zähnen. Es ist deutlich ausgebildet (5 Zähne, Abb. 12, Fig. 3), mäßig (12 Zähne) oder schwach (5 Zähne) entwickelt. Der Hypoconid-Hinterarm ist nur an 3 von 24 Zähnen vorhanden und lehnt sich immer an das Posterolophid an (Taf. 1, Fig. 12–13). Das niemals unterbrochene Ectolophid verläuft häufig schräg rückwärts.

M_2 (Taf. 3, Fig. 4–7; Abb. 14, Fig. 20–21): Der Protoconid-Hinterarm ist meist lang. Er verläuft normalerweise schräg rückwärts bis nahe an die von der Spitze des Metaconids herabziehenden Kante, mit der er an 3 Zähnen in Verbindung steht (Abb. 14, Fig. 21), er verläuft immer nahe dem Metaconid. An einem Zahn, an dem das Mesolophid fehlt, ist er transversal gerichtet und mündet senkrecht in das Ectolophid ein. Das Mesolophid, das an 14 Zähnen vorhanden ist, ist halblang (7 Zähne) oder sehr kurz; an 5 Stücken fehlt es. Mit Ausnahme von nur einem Zahn, an dem das Mesolophid mit dem Protoconid-Hinterarm in sehr schwacher Verbindung steht, sind die beiden Grate voneinander getrennt.

Das Hypolophulid ist an einem Zahn eingeschnürt, an einem anderen endet es frei. Während der Hypoconid-Hinterarm an 13 Zähnen fehlt, ist er an 6 Zähnen vorhanden, an denen er sich immer an das Posterolophid anlehnt (Taf. 3, Fig. 5–7). Das Ectolophid ist wie am M_1 entwickelt. Das Ectomesolophid ist meist sehr schwach (11 Zähne). An einem Zahn ist es mäßig, an einem anderen Zahn stark entwickelt. An 6 Zähnen fehlt es. Im Sinusid befindet sich am Zahnrand manchmal ein Ectomesostylid.

M_3 (Taf. 3, Fig. 8–9; Abb. 14, Fig. 22): Die dritten Unterkiefermolaren von *Eumyarion* wurden wegen des Problems einer sicheren Zuordnung zu den beiden Arten bereits bei der Beschreibung von *E. bifidus* mitbehandelt.

M^1 (Taf. 2, Fig. 9–12; Abb. 14, Fig. 12–14): Die Labialseite der Krone ist gerade. Der Anterosinus ist durch ein am Labialabhang des Anteroconus herabziehendes, auffälliges Cingulum begrenzt; der Mesosinus ist ebenfalls abgeriegelt. Der linguale Zahnrand ist gerade oder etwas konvex.

Der Anteroconus ist kurz und auf der Lingualseite nicht von der übrigen Krone abgesetzt. Normalerweise ist er ein transversal gestreckter, jochförmiger Höcker. In 12 Fällen ist er leicht geteilt, nur an einem Zahn ist er deutlich zweigeteilt (Taf. 2, Fig. 12). An den beiden Enden des Anteroconus befindet sich jeweils ein rückwärts gestreckter Sporn. Der labiale ist in der Regel mit dem vorderen Quersporn verbunden; der linguale geht in den Protoconus-Vorderarm über, der an 11 Zähnen eingeschnürt ist. Sehr oft gibt es ein von dem Lingualende des Anteroconus herabziehendes, bis zur vorderen Basis des Protoconus verlaufendes Cingulum, das den zwischen Anteroconus und Protoconus liegenden Protosinus abdämmt (Taf. 2, Fig. 9, 11–12; Abb. 14, Fig. 12, 14). In 3 Fällen ist dieses Cingulum verkümmert und wird durch ein oder zwei Höckerchen ersetzt (Taf. 1, Fig. 11; Abb. 14, Fig. 13); an einem Zahn ist es geschwollen. An der Basis des Anteroconus (unterhalb des Labialteils) beobachtet man oft (14 Zähne) ein warzenförmiges Höckerchen (Taf. 2, Fig. 9–11), das an einem Zahn länglich ausgezogen ist (Abb. 14, Fig. 14).

Der vordere Quersporn ist variabel. In 12 Fällen ist er ein vom Lingualsporn des Anteroconus oder von der Verbindungsstelle von Anteroconus und Protoconus ausgehender, transversal verlaufender einfacher Grat – VQ I (Taf. 2, Fig. 9). In 6 Fällen geht er von der Labialseite des Protoconus aus und verläuft schräg labialwärts (VQ II); er ist sehr oft unterbrochen (Taf. 2, Fig. 10; Abb. 14, Fig. 12). In 2 Fällen befindet sich hinter einem kurzen, transversal verlaufenden vorderen Quersporn (VQ I), der eine Verbindung zwischen den beiden Spornen des Anteroconus bildet, noch ein ganz kurzer VQ II (Taf. 2, Fig. 11). An einem Zahn (1979 XVI 906) ist hinter dem kurzen VQ I der VQ II unterbrochen. An einem anderen Zahn sind beide vorderen Quersporne (VQ I + VQ II) vorhanden; sie verbinden sich nach ihrer Entstehung miteinander (Abb. 14, Fig. 14). In allen zuvor erwähnten Fällen ist der vordere Quersporn mit dem Labialsporn des Anteroconus verbunden. Nur an einem Zahn erreicht er den Labialrand (Abb. 14, Fig. 12). Oft erstreckt er sich nur zwischen den beiden rückwärts gerichteten Anteroconus-Spornen.

Der vom Paraconus aus rückwärts gerichtete Ectoloph ist bei den meisten Zähnen deutlich entwickelt, an 8 Zähnen (meistens abgekaut) ist er andeutungsweise entwickelt. Der Protolophulus ist in 3 Fällen am Lingualende eingeschnürt, der Hypolophulus sehr oft.

Der Mesoloph ist meistens lang und verläuft transversal. An einem Zahn berührt er die Rückseite des Paraconus (Taf. 2, Fig. 10); an den anderen tendiert er gegen den Metaconus, mit dem er sich – mit Ausnahme von 4 Zähnen, an denen der Mesoloph etwas kürzer ist – verbindet. Nur in 2 Fällen erreicht er den Zahnrand (Abb. 14, Fig. 12). Das gut entwickelte Labialcingulum ist beim Anterosinus und Mesosinus nicht selten (10 Zähne) zu einem kleinen Höcker verdickt (Taf. 2, Fig. 11). Auch am Sinus befindet sich gelegentlich ein warzenförmiges Höckerchen. Oft fehlt der Entomesoloph (12 Zähne); nur an einem Zahn ist er mäßig entwickelt; an mehreren Zähnen (10) ist ein schwacher Entomesoloph vorhanden.

M^2 (Taf. 2, Fig. 13–15; Abb. 14, Fig. 15–16): Der Ectoloph ist deutlich entwickelt. Der Mesoloph ist kräftig, mäßig lang und erreicht nie den Zahnrand. In 9 Fällen verläuft er transversal und steht weder mit dem Ectoloph noch mit der von der Spitze des Metaconus herabziehenden Kante in Verbindung (Taf. 2, Fig. 14; Abb. 14, Fig. 15). In 4 Fällen verläuft der Mesoloph schräg nach vorne und vereinigt sich mit dem Ectoloph (Taf. 2, Fig. 13, 15).

An einem Zahn, an dem der Ectoloph und die Vorderkante des Metaconus ineinander übergehen, ist der Mesoloph mit beiden verbunden (Abb. 14, Fig. 16).

Der Protolophulus ist einfach. An 4 Zähnen befindet sich zwischen Mesoloph und Protolophulus auf der Labialseite des Entolophs ein kurzer, labialwärts gerichteter Sporn (Taf. 2, Fig. 13, 15); an einem von diesen steht er mit dem Hinterabhang des Paraconus in Verbindung (Taf. 2, Fig. 15), in den anderen 3 Fällen endet er frei. Der Metalophulus ist in 5 Fällen an der Verbindungsstelle mit dem Hypoconus eingeschnürt. An der Hälfte der Zähne ist ein mäßig oder schwach entwickelter Entomesoloph vorhanden.

M^3 (Taf. 3, Fig. 12–13; Abb. 14, Fig. 17–18): Die Struktur dieses Zahnes wurde von FAHLBUSCH (1964: 77) bereits beschrieben. An den meisten Puttenhausener Zähnen erreicht der Mesoloph den labialen Zahnrand, nur in 2 Fällen ist er etwas kürzer. An 3 Zähnen ist der Entoloph unterbrochen (Abb. 14, Fig. 17). Bei 2 Zähnen, deren Kronenmuster unterschiedliche Vereinfachungen zeigen, kann eine Zuordnung zu *E.* cf. *weinfurteri* nur mit Vorbehalt erfolgen.

Vergleiche und Beziehungen:

Im Vergleich mit den bisher bekannten Arten von *Eumyarion* stimmt die Puttenhausener Form größenmäßig gut mit *E. weinfurteri* aus Dolnice 1–3, Ořechov und Franzensbad und *E. candeloni* aus Bézian überein.

Morphologisch ähnelt sie der Art *E. weinfurteri*, unterscheidet sich aber durch die Ausbildung der Mittelsporne und des Hypoconid-Hinterarms am ersten unteren Molar von ihr. Die Puttenhausener Form ist durch folgende Merkmale gekennzeichnet: In der Regel erreicht einer der Mittelsporne – meistens der Protoconid-Hinterarm – den Zahnrand oder kommt ihm sehr nahe, während der andere kurz ist (an 23 von 24 Zähnen). Der Hypoconid-Hinterarm fehlt sehr oft (21 von 24 Zähnen).

Bei *E. weinfurteri* ist nach der Beschreibung und den Abbildungen von FEJFAR (1974, S. 142–143, Abb. 21–23) der Protoconid-Hinterarm an insgesamt 16 M_1 aus Dolnice 1–3 und Ořechov in der Regel gleichlang wie das Mesolophid, und die beiden erreichen nie den Zahnrand. Der Hypoconid-Hinterarm ist kurz (9 Zähne) oder mit dem Posterolophid verschmolzen (7). Hinsichtlich der 7 M_1 von Franzensbad beschrieb FEJFAR ,,deutliche und gleichwertige Mittelsporne, besonders deutlich entwikkelter Hypoconid-Hinterarm". Jedoch ergab die Untersuchung dieser Zähne aus der CSSR, die mir zum Vergleich vorlagen, ein anderes Ergebnis für die Mittelsporne und den Hypoconid-Hinterarm am M_1 (vgl. Tab. 2), das möglicherweise auf den schlechten Erhaltungszustand zurückzuführen ist. So ist festzustellen, daß an den M_1 aus den älteren Schichten – Ottnangium (MN 4, Dolnice 1–3 und Ořechov) – die zwei Mittelsporne in der Regel (13 von 15 Zähnen) gleichwertig sind; außerdem ist sehr häufig ein sich an das Posterolophid anlehnender Hypoconid-Hinterarm vorhanden (7 von 11; 5 Zähne lassen die Ausbildung dieses Merkmals nicht erkennen). Dagegen ist an 4 der 6 M_1 aus der jüngeren Schicht – Karpatium (MN 5, Franzensbad) – ein bis zum Zahnrand reichender Mittelsporn ausgebildet, wie an den M_1 aus Puttenhausen; der Hypoconid-Hinterarm ist an 3 von 5 Zähnen sichtbar. Damit stehen die Franzensbader M_1 morphologisch den M_1 aus Puttenhausen sehr nahe. Bezüglich der M_2 und M^1 liegt kein wesentlicher morphologischer Unterschied vor, doch ist zu erwähnen, daß an den M_2 von *E. weinfurteri* der Protoconid-Hinterarm lang ist, aber nie den Zahnrand erreicht; nach den Abbildungen von FEJFAR geht der vordere Quersporn an den meisten M^1 (5 von 7) von der Labialseite des Protoconus aus (VQ II).

Die Art *E. weinfurteri* wurde von SCHAUB & ZAPFE (1953) anhand von zwei oberen Molaren – M^1 und M^3 – aus Neudorf (Spalte I) aufgestellt. Der für die Bestimmung von *Eumyarion*-Arten sehr wichtige M_1 wurde leider bisher in der Typlokalität noch nicht gefunden. Er wurde erstmals von FEJFAR (1974) aus Franzensbad, Ořechov und Dolnice beschrieben, doch ist der Erhaltungszustand dieser Zähne nicht gut. Deshalb ist nicht festzustellen, ob *E. weinfurteri* aus Dolnice, Ořechov und Franzensbad in bezug auf den M_1 mit Neudorf übereinstimmt, obwohl die oberen Zähne einander entsprechen. Für einen eingehenderen Vergleich wäre ein größeres, neues Material aus Neudorf, auch Franzensbad, Ořechov und Dolnice notwendig. Zweifellos ist die Puttenhausener Form dem *E. weinfurteri* (im Sinne von FEJFAR) sehr ähnlich. Jedoch wegen des Fehlens von M_1 aus der Typlokalität und des Unterschieds an den Mittelspornen und dem Hypoconid-Hinterarm des M_1 möchte ich die Puttenhausener Form vorläufig *E.* cf. *weinfurteri* nennen.

Nach der Beschreibung und den Abbildungen von BULOT (1978) ist die Ausbildung der Mittelsporne am M_1 von *E. candeloni* aus Bézian dem Puttenhausener M_1 sehr ähnlich. BULOT beschrieb die Mittelsporne für 5 von 7 Zähnen. Abgesehen von einem Zahn, der *E. bifidus* zugeordnet werden soll, erreicht immer einer der Mittelsporne den Zahnrand, während der andere Mittelsporn kurz ist. Jedoch fehlt der Hypoconid-Hinterarm nur an einem Zahn. Für M_2 und M^1 kann man keinen deutlichen Unterschied gegenüber der Puttenhausener Form finden. Leider hat BULOT das Material aus Bézian nicht mit *E. weinfurteri* verglichen, als er die neue Art aufstellte. Eigentlich stimmt die Form aus Bézian größenmäßig gut mit *E. weinfurteri* überein (vgl. Abb. 13) und ist auch morphologisch – neben den Mittelspornen am M_1 – *E. weinfurteri* sehr ähnlich. Deshalb soll die Form aus Bézian, wie die Puttenhausener, besser als *E.* cf. *weinfurteri* bestimmt werden, nicht als eine neue Art.

Ebenso gehören die von FREUDENTHAL (1963) als *Cricetodon* sp. beschriebenen M_1 und M_2 aus La Romieu der Morphologie und den Maßen nach wahrscheinlich zu *E.* cf. *weinfurteri*.

Die von Mein (1958) als *Cricetodon* cf. *helveticus* bestimmte Form aus Vieux-Collonges ist leider nur durch 2 obere Kiefer belegt, deren Zähne morphologisch mit *E.* cf. *weinfurteri* übereinstimmen, deren Maße aber etwas größer sind. Deshalb ist die Zugehörigkeit noch fraglich.

Die von Fahlbusch (1964) als *Cotimus* aff. *medius* (= *E.* aff. *medius*) bezeichnete Form aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns entstammt verschiedenen Fundstellen und stratigraphischen Niveaus: Eitensheim, Langenmoosen, Roßhaupten, Jettingen, Gündlkofen und Oggenhof.

Die Langenmoosener Zähne nehmen den überwiegenden Teil des Materials ein. Sie stimmen im wesentlichen mit *E. weinfurteri* und *E.* cf. *weinfurteri* überein. Leider ist kein M_1 vorhanden. Fejfar (1974: 146) hielt die Langenmoosener Form für „*C.* aff. *latior*", die eine vermittelnde Stellung zwischen *E. weinfurteri* und *E. latior* einnimmt. Nach meiner Beobachtung kann ich nur sagen, daß die Langenmoosener Form *E. weinfurteri* und *E.* cf. *weinfurteri* nahesteht. Aber einige M^1 und M_2 sind größer sowohl als die Puttenhausener Form als auch *E. weinfurteri*. Der Hypoconid-Hinterarm ist an den meisten M_2 deutlich ausgebildet: An 2 Zähnen ist ein vom Posterolophid getrennter und an 6 ein sich an das Posterolophid anlehnender Hypoconid-Hinterarm vorhanden, nur an einem Zahn fehlt er. Außerdem ist der VQ II am größten Teil der M^1 vorhanden.

Der M_1 aus Oggenhof (1968 IX 35), der früher als *E. bifidus* bestimmt wurde, besitzt ein frei endendes Metalophulid und ein unterbrochenes Anterolophulid. Deshalb gehört er zur *medius*-Reihe (s. S.). Jedoch hat er einen frei endenden Hypoconid-Hinterarm; die Mittelsporne sind kurz, gleichwertig und reichen bis nahe an den Zahnrand; die zwischen dem Metaconid und dem Entoconid liegende Innenbucht ist sehr tief; der Zahn ist etwas größer als der von *E. weinfurteri* und *E.* cf. *weinfurteri*. Die anderen 2 M_2 und der M^1 dieser Fundstelle, die früher als *E.* aff. *medius* bestimmt wurden, stimmen metrisch mit dem *E. weinfurteri* und *E.* cf. *weinfurteri* gut überein. Aber am M_2 ist ein an das Posterolophid angelehnter Hypoconid-Hinterarm und am M^1 ein VQ II vorhanden. Wahrscheinlich gehören alle diese Oggenhofer Zähne zu *E.* aff. *latior* (im Sinne von Fejfar).

Aus Roßhaupten sind 2 M_1 vorhanden. Der Morphologie und den Maßen nach betrachte ich sie als *E.* cf. *weinfurteri*: Der Protoconid-Hinterarm erreicht den Zahnrand, das Mesolophid ist etwa halblang; der Hypoconid-Hinterarm ist an einem Zahn (1959 XXV 75) klein und endet frei, an dem anderen Zahn (1959 XXV 113) ist er mit dem Posterolophid verschmolzen. An dem einzigen M_2 aus der Fundstelle erreicht der Protoconid-Hinterarm den Zahnrand, und es fehlen das Mesolophid und der Hypoconid-Hinterarm.

Ein M_1 aus Gündlkofen (1952 XVII 26), der früher als *E. bifidus* bestimmt wurde, soll dem Zahnbau und den Maßen nach auch *E.* cf. *weinfurteri* zugeordnet werden.

Das mir zur Verfügung stehende, noch nicht bearbeitete Material aus Sandelzhausen (mein Dank gebührt Herrn Prof. Dr. Fahlbusch, der mir gestattete, das Material zu studieren und hier zu erwähnen) stimmt morphologisch und metrisch mit dem von *E.* cf. *weinfurteri* aus Puttenhausen überein: An 2 von 3 M_1 fehlt der Hypoconid-Hinterarm; immer einer der Mittelsporne erreicht den Zahnrand, der andere steht mit ihm ganz oder fast in Verbindung. Die Besonderheit ist: Ein M_2 ist etwas länger; an einem M^1 fehlt der rückwärts gerichtete Sporn des labialen Anteroconushügels.

Das Material aus Jettingen (1 M_2 und 1 M^2) und Eitensheim (1 M^2) ist sehr gering. Aber es stimmt größenmäßig und morphologisch mit *E. weinfurteri* und *E.* cf. *weinfurteri* überein.

Weil *E.* aff. *medius* aus der OSM Bayerns (der größte Teil) sowohl morphologisch als auch metrisch mit *E.* cf. *weinfurteri* besser als mit *E. medius* übereinstimmt, nennen wir sie eher *E.* cf. *weinfurteri* als *E.* aff. *medius*.

Außerhalb der oben erwähnten Funde ist der M_1 aus Vermes (Engesser, 1972, Abb. 111, Fig. 8) den von Puttenhausen identisch (neue Materialien dieser Lokalität, die von Engesser et al. [1981] beschrieben wurden, konnten hier nicht im Detail berücksichtigt werden). Die in Port-la-Nouvelle (MN 4) gefundenen, als *E.* aff. *medius* bestimmten M^2 und M_2 (Aguilar, 1980, S. 173, Taf. 5, Fig. 21–22) und der aus Veyran (MN 5) als *Eumyarion* sp. bestimmte M_2 (S. 173, Taf. 3, Fig. 14) soll auch *E.* cf. *weinfurteri* oder *E. weinfurteri* angehören, weil die Maße in den Größenvariationsbereich der zwei Formen fallen und beiden M_2 der Hypoconid-Hinterarm fehlt.

Zum Vergleich mit *E. medius* aus Sansan (Material des Naturhistorischen Museums Basel) habe ich für jeden Zahn ca. 100 Exemplare untersucht. Hier möchte ich eine Beschreibung des *E. medius* geben, um ihn mit *E.* cf. *weinfurteri* und *E. weinfurteri* vergleichen zu können.

M_1 (Taf. 1, Fig. 14–19; Abb. 14, Fig. 8): Das Metalophulid ist immer vorhanden, aber an 27 Zähnen kurz und vom Anterolophulid weit getrennt bis isoliert (Taf. 1, Fig. 16–18); an 11 Zähnen steht es dem Anterolophulid sehr nahe, aber noch nicht mit ihm in Verbindung. An den übrigen 61 Zähnen ist es lang und mündet in das Anterolophulid ein (Taf. 1, Fig. 14–15; Abb. 14, Fig. 8) oder endet frei (Taf. 1, Fig. 19). An einem von 100 Zähnen ist das Ende des Metalophulids gegabelt. Das Verhältnis ist wie bei *E.* cf. *weinfurteri* aus Puttenhausen (vgl. Tab. 2).

Das Anterolophulid ist an 39 Zähnen unterbrochen (Taf. 1, Fig. 19), und an 19 Zähnen fehlt der Vorderteil des Grates (Taf. 1, Fig. 14). Eine derartige Unterbrechung besteht immer, wenn das Metalophulid in das Anterolophulid einmündet. Neben nur 2 Zähnen ist das Anterolophulid immer lingualwärts gebogen. Es verläuft nach vorne und mündet in das Anteroconid auf seiner Hinter-

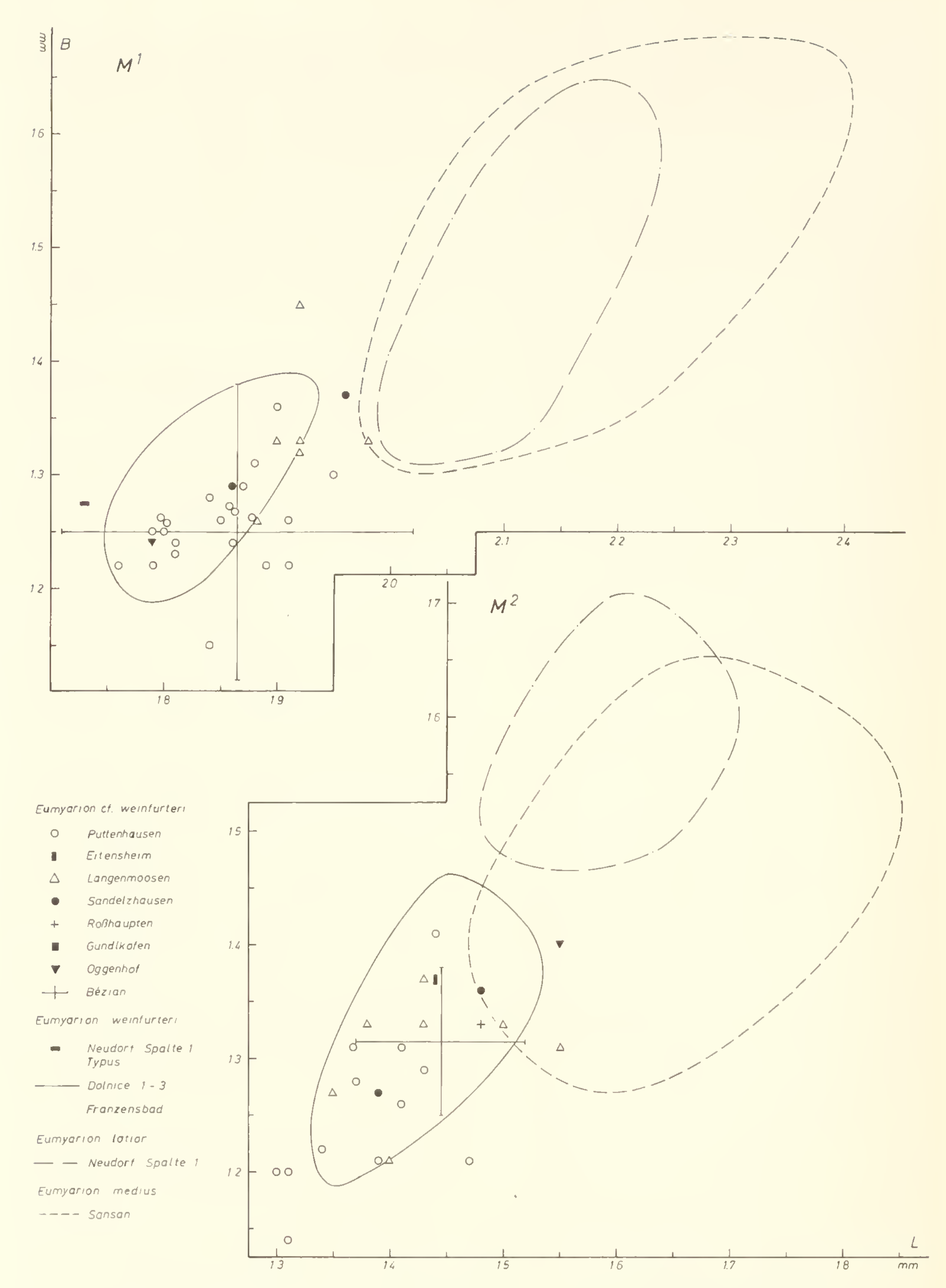
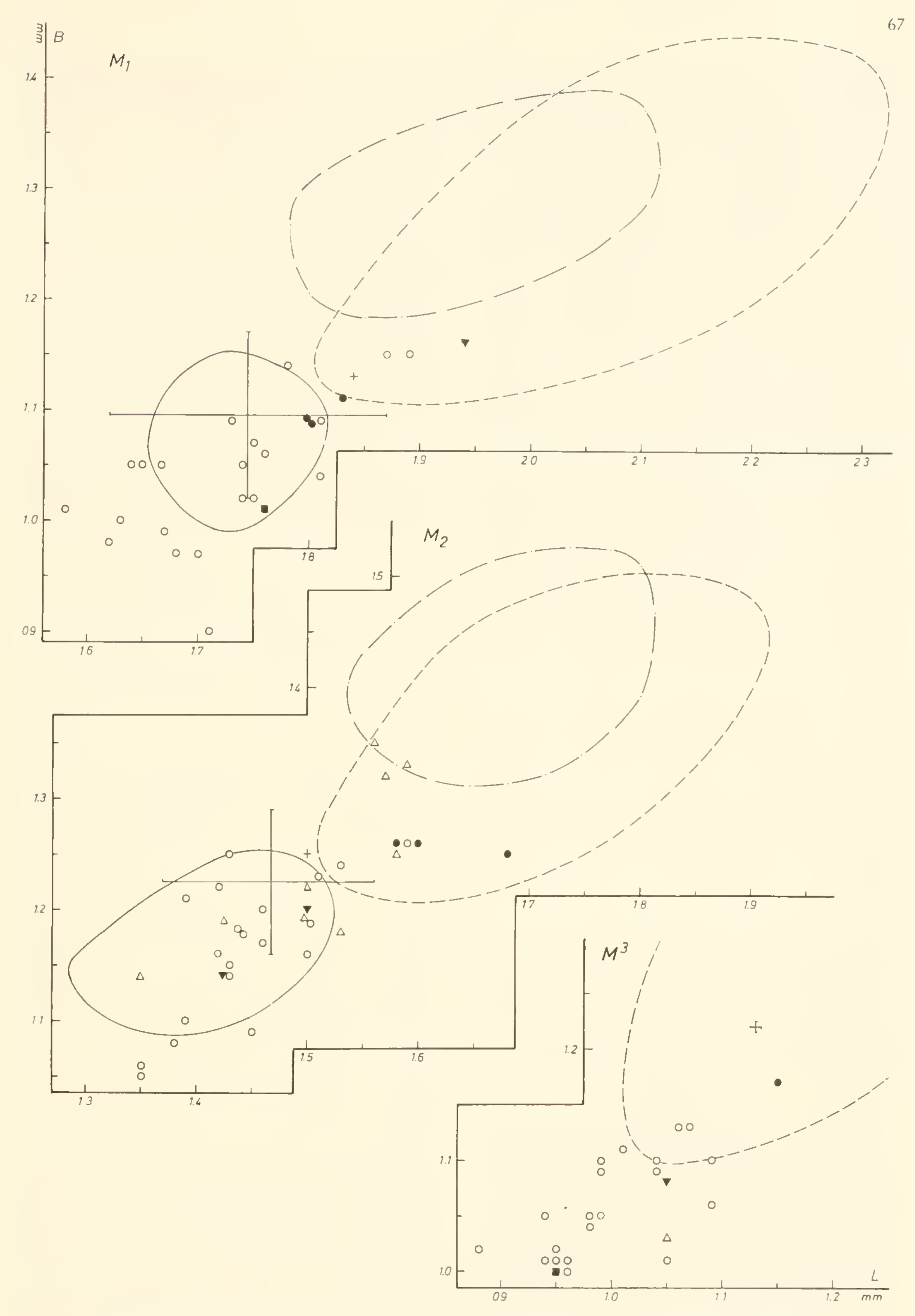


Abb. 13: Längen-Breiten-Diagramme für die Molaren von *E.* cf. *weinfurteri* aus Puttenhausen. Zum Vergleich die Längen-Breiten-Diagramme derselben Art aus Eitensheim, Langenmoosen ?, Sandelzhausen, Roßhaupten, Gündlkofen und Oggenhof ? (nach FAHLBUSCH 1964) sowie die Variationsbereiche von *E.* cf.



weinfurteri aus Bézian (nach BULOT 1978) und *E. weinfurteri* aus Dolnice 1–3 und Franzensbad (nach FEJFAR 1974), die Variationsbereiche von *E. latior* aus Neudorf Spalte 1 und 2 (nach FEJFAR 1974) und von *E. medius* aus Sansan (nach Material des Museums Basel).

seite oder dessen Lingualende. An der Stelle, die dem Metalophulid gegenüber liegt, ist das Anterolophulid immer geschwollen, gelegentlich ist die Schwellung so stark, daß auf seiner Labialseite ein Sporn sich entwickelt; an einem Zahn zieht dieser Sporn bis zum Zahnrand.

An 40 Zähnen befindet sich eine Kante am labialen Hinterabhang des Metaconids, sie steht normalerweise mit dem Protoconid-Hinterarm in Verbindung (Taf. 1, Fig. 16, 18). Immer einer der Mittelsporne erreicht den lingualen Zahnrand und steht dort mit der von der Spitze des Metaconids herabziehenden Kante in Verbindung. An den meisten Zähnen (56) ist nur ein Mittelsporn – Protoconid-Hinterarm – ausgebildet (Taf. 1, Fig. 14; Abb. 14, Fig. 8), der in der Regel transversal verläuft und bis zum Zahnrand reicht. An 14 Zähnen ist der Mittelsporn mit zwei ganz kurzen ,,Füßen" versehen, zwischen denen sich ein winziger Trichter befindet (Abb. 14, Fig. 8).

An 13 Zähnen reicht der Protoconid-Hinterarm bis zum Zahnrand, dahinter ist noch ein ganz kurzes Mesolophid ausgebildet (Taf. 1, Fig. 15). An 7 Zähnen reicht das Mesolophid bis zum Zahnrand, davor befindet sich noch ein ganz kurzer Protoconid-Hinterarm (Taf. 1, Fig. 16–17). An 10 Zähnen erreicht der Protoconid-Hinterarm (5 Fälle) oder das Mesolophid (5 Fälle) den lingualen Zahnrand; es verbindet sich jeweils der längere Mittelsporn mit dem kürzeren (Taf. 1, Fig. 18–19).

Das Ectolophid ist niemals unterbrochen. Das Ectomesolophid ist an 71 Zähnen stark oder mäßig entwickelt, an 18 Zähnen schwach, an 11 Zähnen fehlt es. Nur an einem schwach abgekauten Zahn befindet sich ein selbständiger, aber sich an das Posterolophid anlehnender Hypoconid-Hinterarm (Taf. 1, Fig. 19); an 8 frischen Zähnen ist ein sehr schwacher Hypoconid-Hinterarm angedeutet, der aber schon bei geringer Abkauung ganz verschwinden würde.

M_2 (Abb. 14, Fig. 9–10): Der Protoconid-Hinterarm verläuft in der Regel transversal oder wenig rückwärts und bis zum lingualen Zahnrand, wo er meistens mit der von der Spitze des Metaconids herabziehenden Kante verbunden ist. Selten erreicht er den Zahnrand nicht. Meistens fehlt das Mesolophid. Es ist sehr kurz und an 8 Zähnen mit dem Protoconid-Hinterarm verbunden; an 11 Zähnen endet es frei.

Der Hypoconid-Hinterarm ist sehr stark verkümmert. An 24 frischen Zähnen kann man am Posterolophid noch einen Überrest des Hypoconid-Hinterarms beobachten, nur an 3 Zähnen ist er vom Posterolophid getrennt. An einem Zahn ist ein gut entwickelter Hypoconid-Hinterarm (Abb. 14, Fig. 10) ausgebildet. Das Ectolophid verläuft fast parallel den Zahnrändern oder schräg rückwärts. Ein Ectomesolophid kann nur an 6 Zähnen beobachtet werden. Es ist sehr schwach, und an 2 Zähnen verläuft es bis zum labialen Zahnrand.

M_3 (Abb. 14, Fig. 11): An allen 103 Zähnen verlaufen der Protoconid-Hinterarm und das Hypolophulid parallel und stehen nahe beieinander. Mit Ausnahme von nur 4 Zähnen, an denen der Protoconid-Hinterarm kurz ist, verläuft er bis zum lingualen Zahnrand. Das Ectolophid verläuft immer diagonal nach hinten. Einen sehr stark verkümmerten Hypoconid-Hinterarm kann man nur an 3 Zähnen noch beobachten. Das Ectomesolophid fehlt immer.

M^1 (Abb. 14, Fig. 1–3): Der Anteroconus ist gestreckt und jochförmig. An 86 von 104 Zähnen ist die Spitze des Anteroconus deutlich geteilt. An 2 Zähnen sind die beiden Höckerchen ganz getrennt (Abb. 14, Fig. 3). Mit Ausnahme von 4 Zähnen ist der labiale Zahnrand gerade. Der Anterosinus ist am Zahnrand von einem vom Labialabhang des Anteroconus herabziehenden Cingulum abgedämmt, ebenso ist der Mesosinus labialwärts geschlossen. An 79 Zähnen ist ein vom Lingualabhang des Anteroconus herabziehendes Protosinus-Cingulum ausgebildet, das bis zur vorderen Basis des Protoconus reicht und den Protosinus abdämmt (Abb. 14, Fig. 1–2). An 25 Zähnen ist das Cingulum verkümmert, es bleibt nur ein Höckerchen an der Basis des Protosinus übrig (Abb. 14, Fig. 3). An 3 Zähnen fehlt es.

Der Mesoloph verläuft transversal bis nahe an den labialen Zahnrand. Selten (3 Zähne) ist er kurz (Abb. 14, Fig. 3). Er ist oft dem Metaconus genähert oder mit ihm verbunden (Abb. 14, Fig. 2). An 10 Zähnen ist er mit dem Ectoloph verbunden. In der Regel ist der Ectoloph gut entwickelt.

An 39 Zähnen entsteht der vordere Quersporn deutlich aus der Labialseite des Lingualhügels des Anteroconus (VQ I), an 58 Zähnen aus der Verbindungsstelle von Anteroconus und Protoconus (VQ I). Nur an 3 Zähnen ist er die Verlängerung des Protoconus-Vorderarms (VQ II). An einem Zahn fehlt der Quersporn. An 3 Zähnen befindet sich neben dem VQ I noch ein aus der Labialseite des Protoconus hervorragender kurzer Sporn. Der vordere Quersporn erreicht an 21 Zähnen den labialen Zahnrand (Abb. 14, Fig. 2), an 13 Zähnen ist er etwas kürzer (Abb. 14, Fig. 3). An den anderen 7 Zähnen beobachtet man in der Verlängerung des vorderen Quersporns ein isoliertes Höckerchen, das wahrscheinlich einen langen vorderen Quersporn andeutet (Abb. 14, Fig. 1). An den übrigen 63 Zähnen erstreckt er sich nur zwischen den rückwärts gerichteten Spornen der beiden Anteroconushügel.

An 60 Zähnen ist am Rand des Sinus ein deutliches Höckerchen ausgebildet (Abb. 14, Fig. 2). An 26 Zähnen befindet sich ein mehr oder minder deutliches Höckerchen an der vorderen Basis des Anteroconus (Abb. 14, Fig. 1). An mehreren Zähnen kann man beobachten, daß das Höckerchen die Verlängerung des Labialcingulums ist (Abb. 14, Fig. 3).

M^2 (Abb. 14, Fig. 4): In der Regel fehlt der linguale Anteroloph, nur an 6 Zähnen ist er als ein schwaches Cingulum ausgebildet. Der Protolophulus ist einfach. An ei-

Tabelle 2

a

Art / Lokalität / Muster	*E. medius*		*E. cf. weinfurteri*		*E. weinfurteri*												*E. candeloni*	
	Sansan		Puttenhausen		Neudorf Typlokalität		Franzensbad		Orechov		Dolnice 3		Dolnice 2		Dolnice 1		Bezian	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Mtld Mtcd Alpld Acd Prcd	23	23	4	16.6	?		1	14			1	16.7			1	33.3		
	38	38	1	4.2	?													
	1	1	2	8.3	?													
	19	19			?				1	20	1	16.7			1	33.3	1	17
	10	10	1	4.2	?													
	8	8	3	12.5	?													
	1	1	2	8.3	?						1	16.7						
			1	4.2	?													
			8	33.3	?		6	86	4	80	1	16.7	1	100	1	33.3	1	17
			1	4.2	?						2	33.3						
Unklar			1	4.2													4	66
Summe	100	100	24	100			7	100	5	100	6	100	1	100	3	100	6	100

b

Muster	Sansan n	%	Puttenhausen n	%	Neudorf n	%	Franzensbad n	%	Orechov n	%	Dolnice 3 n	%	Dolnice 2 n	%	Dolnice 1 n	%	Bezian n	%
Mtcd End Prcd -Hm Prcd Hcd	56	56	2	8.3	?													
	14	14			?													
Prcd-Hm Msld	7	7	2	8.3	?		3	43	1	20					1	33	2	33
	13	13	6	25.0	?		1	14									1	17
	10	10	8	33.3	?												1	17
			4	16.7	?													
			1	4.2	?		2	29	4	80	6	100	1	100	2	67		
Unklar			1	4.2			1	14									2	33
Summe	100	100	24	100			7	100	5	100	6	100	1	100	3	100	6	100

c

Muster	Sansan n	%	Puttenhausen n	%	Neudorf n	%	Franzensbad n	%	Orechov n	%	Dolnice 3 n	%	Dolnice 2 n	%	Dolnice 1 n	%	Bezian n	%
End Postld Hcd	99	99	21	87.5	?		2	29							2	67	1	17
Hcd-Hm	1	1	3	12.5	?		3	42			5	83	1	100	1	33	5	83
Unklar							2	29	5	100	1	17						
Summe	100	100	24	100			7	100	5	100	6	100	1	100	3	100	6	100

Tabelle 2: Schematische Darstellung des Zahnbaus am M_1 von *E. medius* (LARTET), *E.* cf. *weinfurteri* (SCHAUB & ZAPFE) aus verschiedenen Fundstellen. a) Die Verbindungsweise des Metalophulids und des Anterolophulids im Vorderteil des Zahnes. b) Die Länge und Verbindungsweise des Protoconid-Hinterarms und des Mesolophids im Mittelteil des Zahnes. c) Der Entwicklungsgrad des Hypoconid-Hinterarms im hinteren Teil des Zahnes.
Abkürzungen: acg = Anteroconid, Mtcd = Metaconid, End = Entoconid, Hcd = Hypoconid, Alpld = Anterolophulid, Mtld = Metalophulid, Postld = Posterolophid, Prcd-Hm = Protoconid-Hinterarm, Hcd-Hm = Hypoconid-Hinterarm.

nem Zahn ist der Überrest eines Protoconus-Vorderarms vorhanden. Der Mesoloph verläuft transversal bis nahe an den labialen Zahnrand, bei einigen Zähnen bis zum Zahnrand. Er ist immer dem Paraconus genähert. Der Ectoloph ist meistens gut entwickelt und an 69 Zähnen mit dem Mesoloph verbunden.

M^3 (Abb. 14, Fig. 5–7): Der Mesoloph ist lang; abgesehen von einem Zahn erreicht er immer den Zahnrand. Der Ectoloph ist meistens gut entwickelt und mit dem Mesoloph verbunden. Der Entoloph ist stets geradlinig. Die Lingualgrube ist in der Regel oval und ungeteilt, aber das vordere Grübchen ist kleiner als das hintere (Abb. 14, Fig. 6–7). Der linguale Anteroloph fehlt immer.

Zum Vergleich des *E. medius* mit *E.* cf. *weinfurteri* und *E. weinfurteri* stellen wir die folgenden zwei Tabellen auf (Tab. 2–3)

Tabelle 3

		E. medius Sansan	*E.* cf. *weinfurteri* Puttenhausen, Bézian	*E. weinfurteri* Orechov, Dolnice 1–3
M_1	Mittelsporne (Msp)	einer der Msp (meistens Prcd-Hm) erreicht immer den Zahnrand; an den meisten Zähnen ist der andere ganz kurz oder verschwunden. Nur an wenigen Zähnen sind beide deutlich ausgebildet, sie verbinden sich meistens miteinander.	sehr oft erreicht einer der Msp (meistens Prcd-Hm) den Zahnrand, der andere ist etwa halblang. An wenigen Zähnen sind beide halblang oder ist nur ein Msp vorhanden.	an den meisten Zähnen sind beide Msp halblang, nur sehr selten erreicht einer der Msp den Zahnrand.
	Hypoconid-Hinterarm (Hcd-Hm)	mit wenigen Ausnahmen ist der Hcd-Hm verschwunden	an einigen Zähnen vorhanden	an den meisten Zähnen vorhanden
	Antero-lophulid (Alpld)	an den meisten Zähnen vollständig	oft fehlend oder unterbrochen	überwiegend fehlend oder unterbrochen
M_2	Mittelsporne (Msp)	mit ganz wenigen Ausnahmen erreicht der Prcd-Hm den Zahnrand und fehlt das Mesolophid	Prcd-Hm meistens lang, reicht nahe oder ganz bis zum Zahnrand. Meistens ist noch ein kurzes Mesolophid vorhanden	Prcd-Hm meistens lang, erreicht aber nie den Zahnrand. An wenigen Zähnen sind beide gleichwertig. An einigen Zähnen ist das Mesolophid verschwunden
	Hypoconid-Hinterarm (Hcd-Hm)	mit wenigen Ausnahmen fehlt der Hcd-Hm	an einigen Zähnen vorhanden	an einigen Zähnen vorhanden
M^1	Vorderer Quersporn II	VQ II nur an ganz wenigen Zähnen vorhanden	an mehreren Zähnen vorhanden	an mehreren Zähnen vorhanden

Aus den beiden Tabellen ergibt sich ein deutliches Bild der Entwicklungstendenz von *E. weinfurteri* über *E.* cf. *weinfurteri* bis zu *E. medius* im Laufe des Zeitraums von MN 4 bis MN 6:

1. Mittelsporne: In MN 4 sind die Mittelsporne am M_1 meist gleichwertig und erreichen den Zahnrand sehr selten. Im Laufe der Zeit wird einer der Sporne – meistens der Protoconid-Hinterarm – länger und erreicht den Zahnrand; danach vereinigen sich die beiden Mittelsporne miteinander oder einer der Sporne – meistens das Mesolophid – verschwindet. Diese Entwicklung beginnt schon in MN 4, bei *E. medius* (MN 6) ist sie mehr oder weniger abgeschlossen. Nur gelegentlich ist die Vereinigung der Mittelsporne oder das Verschwinden eines der beiden noch unvollständig, so daß einer von ihnen noch als Überrest erhalten bleibt.
2. Der Hypoconid-Hinterarm wird allmählich reduziert.
3. Das Anterolophulid am M_1 wird im Laufe der Zeit vervollständigt.
4. Der vorder Quersporn II wird allmählich durch den vorderen Quersporn I ersetzt.

Die Tabellen zeigen uns, daß in ungefähr gleichzeitig auftretenden Populationen die Entwicklungsniveaus ein-

zelner Merkmale verschieden sind. Auch ist die Entwicklungsgeschwindigkeit bei der Veränderung der einzelnen Merkmalskomplexe oder Kronenelemente nicht gleichmäßig und parallel laufend. Beispielsweise erreicht bei *E.* cf. *weinfurteri* aus Bézian (MN 4) einer der Mittelsporne schon den Zahnrand, gleichzeitig ist aber der Hypoconid-Hinterarm noch sehr oft vorhanden. Außerdem kann das „primitive" Merkmal in jüngeren Populationen als Überrest beibehalten werden und auch das „progressive" in älteren Populationen als Vorläufer erscheinen. Bei der Zusammenstellung von M_1 aus Puttenhausen und Sansan zu morphologischen Reihen (Taf. 1, Fig. 7–19) zeigt sich, daß jeweils Einzelzähne von *E.* cf. *weinfurteri* und *E. medius* sich einander entsprechen. Einerseits liegen im Puttenhausener Material Molaren vor (vgl. Taf. 1, Fig. 7), an denen das Mesolophid und der Hypoconid-Hinterarm verschwunden sind und der vereinigte einfache Mittelsporn (Protoconid-Hinterarm) bis zum Zahnrand verläuft. Diese Zähne erreichen schon das Entwicklungsniveau des *E. medius*. Andererseits bleiben die altertümlichen Merkmale noch an einigen Zähnen von *E. medius* erhalten, z. B. mit den Überresten eines Mittelsporns und eines Hypoconid-Hinterarms (Taf. 1, Fig. 19). Diese Zähne bleiben noch auf dem altertümlichen Entwicklungsniveau des *E.* cf. *weinfurteri*. Ähnliche Beispiele kann man auch für die M_2 anführen (Abb. 14, Fig. 9, 10, 21). In der Häufigkeitsverteilung der einzelnen Merkmale bestehen jedoch zwischen den beiden Populationen deutliche Unterschiede. Daraus ergibt sich, daß *E.* cf. *weinfurteri* der direkte Vorläufer von *E. medius* sein dürfte. Dieses Ergebnis entspricht etwa der Auffassung von Fahlbusch (1964: 95).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die kleine Form aus Puttenhausen eine mit *E. weinfurteri* (sensu Fejfar) größenmäßig übereinstimmende und morphologisch sehr ähnliche Form ist. Wegen des Fehlens des M_1 von der Typlokalität Neudorf und des Unterschieds zu *E. weinfurteri* (sensu Fejfar) am M_1 wird sie vorläufig als *E.* cf. *weinfurteri* bestimmt. Morphologisch nimmt sie ein Entwicklungsstadium zwischen *E. weinfurteri* (sensu Fejfar) (MN 4–5) und *E. medius* (MN 6) ein. Bisher ist sie aus der OSM Bayerns (Eitensheim, Langenmoosen, Puttenhausen, Gündlkofen, Roßhaupten, Jettingen, Sandelzhausen), Frankreich (Bézian, Port-la-Nouvelle, Veyran) und der Schweiz (Vermes 1) bekannt. Sie tritt erstmals in MN 4 (Bézian) auf und lebt bis MN 6 (Sandelzhausen, Roßhaupten, Jettingen). Anschließend (Oggenhof, MN 7?) wird sie von einer *E. latior* ähnlichen Form ersetzt.

2.3.3 Bemerkungen über die zwei Entwicklungsreihen der Gattung *Eumyarion*

Die vorangehenden Beschreibungen zeigen uns die große Variabilität der zwei *Eumyarion*-Arten aus Puttenhausen. Jedoch ermöglicht uns das umfangreiche Material, die Merkmale der zwei Puttenhausener Formen – *E. bifidus* und *E.* cf. *weinfurteri* – einander klar gegenüberzustellen.

In seiner Arbeit äußerte Fahlbusch (1964: 129): „Im Genus *Cotimus* lassen sich in Europa bisher zwei Entwicklungsreihen erkennen. Die ‚*medius*-Reihe' ist durch eine allmähliche Reduktion des selbständigen Hypoconid-Hinterarms gekennzeichnet, während die ‚*bifidus*-Reihe' dieses Merkmal bis in das oberste Sarmat beibehält." Die Untersuchung der zwei Puttenhausener Formen und die zunehmenden Funde der Gattung an weiteren Fundstellen beweisen, daß die zwei Entwicklungsreihen wirklich existieren und sich gut voneinander unterscheiden lassen, aber nicht nur durch den Hypoconid-Hinterarm, sondern durch die Morphologie von allen Molaren, besonders der oberen Zähne und des unteren M_1: Der Hypoconid-Hinterarm ist bei einigen Arten der „*medius*-Reihe" (*E. latior* und *E. leemanni*) auch gut entwickelt. Die „*bifidus*-Reihe" ist monospezifisch. Dagegen umfaßt die „*medius*-Reihe" mehrere Arten: *E. valencianus*, *E. weinfurteri*, *E. medius*, *E. latior*. Die „*medius*-Reihe" entwickelt sich in mindestens zwei Linien. Der Zahnbau der einen Linie ist im Laufe der Zeit vereinfacht worden *(E. valencianus, E. weinfurteri, E.* cf. *weinfurteri, E. medius)*; derjenige der anderen Linie zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit der „*bifidus*-Reihe" und behält manche altertümlichen Merkmale bei *(E. latior, E.* cf. *latior, E. leemanni)*. Diese Linie leitet sich wahrscheinlich von *E. weinfurteri* ab. Die nachstehende Übersicht zeigt die Hauptunterschiede zwischen den zwei Reihen (vgl. auch Taf. 1–3; Abb. 9, 12, 14).

	medius-Reihe	*bifidus*-Reihe
M^1	1. Anteroconus kurz, jochförmig, nicht von der übrigen Zahnkrone abgesetzt und selten ganz geteilt.	1. Anteroconus lang, viereckig, von der übrigen Zahnkrone abgesetzt und meist zweigeteilt.
	2. Labialer Zahnrand meistens gerade, Anterosinus von einem von dem Labialabhang des Anteroconus herabziehenden Cingulum abgedämmt, Mesosinus ebenso labialwärts geschlossen.	2. Labialer Zahnrand meistens wellig, Antero- und Mesosinus nicht von Cingula abgedämmt.
	3. Protosinus-Cingulum meistens vorhanden.	3. Protosinus-Cingulum fehlt.
	4. Ectoloph gut, mäßig oder andeutungsweise entwickelt.	4. Ectoloph meistens gut entwickelt.
	5. Vorderer Quersporn und Mesoloph erreichen selten den labialen Zahnrand.	5. Vorderer Quersporn und Mesoloph erreichen meistens den labialen Zahnrand.
M^2	1. Protolophulus einfach.	1. Protolophulus verdoppelt.
	2. Ectoloph gut, mäßig oder andeutungsweise entwickelt.	2. Ectoloph gut entwickelt.
	3. Mesoloph erreicht sehr selten den labialen Zahnrand.	3. Mesoloph erreicht meistens den labialen Zahnrand und mündet in den Ectoloph ein.
M^3	1. Lingualgrube in der Regel oval und ungeteilt.	1. Lingualgrube etwa gleichmäßig zweigeteilt.
	2. Ectoloph und Mesoloph wie am M^2.	2. Ectoloph und Mesoloph wie am M^2.
M_1	1. Metalophulid stets vorhanden, mündet in das Anterolophulid ein oder endet frei.	1. Ein richtiges Metalophulid fehlt immer; gelegentlich ist ein schwaches und niedriges M. vorhanden, das nie in das Anterolophulid einmündet.
	2. Anterolophulid fehlend, unterbrochen oder vollständig.	2. Anterolophulid fast immer vollständig.
	3. Ectolophid nie unterbrochen, häufig schräg rückwärts verlaufend.	3. Ectolophid gelegentlich unterbrochen, meistens dem labialen Zahnrand parallel verlaufend.
	4. Hypoconid-Hinterarm fehlend oder vorhanden.	
M_2	1. Hypoconid-Hinterarm fehlend oder vorhanden.	1. Hypoconid-Hinterarm stets gut ausgebildet.
	2. Ectolophid meistens schräg rückwärts verlaufend.	2. Ectolophid meistens dem labialen Zahnrand parallel verlaufend.
M_3	1. Protoconid-Hinterarm dem Hypolophulid meistens parallel laufend.	1. Protoconid-Hinterarm schräg rückwärts gerichtet.
	2. Ectolophid meistens schräg rückwärts verlaufend.	2. Ectolophid meistens dem labialen Zahnrand parallel verlaufend.

Die Tabelle und Abbildungen zeigen, daß die Unterschiede zwischen den zwei Entwicklungsreihen sehr deutlich sind, aber wegen der großen Variabilität nicht selten auch morphologische Übergänge auftreten können. Das entspricht ganz dem, was *E. Mayr* beschrieb (1963: 124): "Many species are exceedingly variable and extreme types may deviate very far from the normal appearance of the species. In fact, such extreme types may often be quite similar to the closely related species, a phenomenon that is perhaps due to the inherent potentialities within a genus..." Im folgenden wird eine Reihe von Beispielen zu den Übergängen zwischen *Eumyarion*-Arten angeführt.

Am M^1 von *E. bifidus* kann man gelegentlich ein „Cingulum" am labialen Zahnrand sehen, aber es geht nicht vom Labialabhang des Labialhügels des Anteroconus aus (Holotyp von *E. bifidus* aus Sandelzhausen, 1959 II 245, Fahlbusch, 1964: Taf. 7, Fig. 25). Am M^1 in der *medius*-Reihe kann das Protosinus-Cingulum fehlen, auch kann ein zweigeteilter Anteroconus vorhanden sein (Abb. 14, Fig. 3).

Am M^2 der *medius*-Reihe ist vereinzelt ein doppelter Protolophulus vorhanden. Ein M^2 von *E. latior* aus Neudorf (Spalte 2) besitzt einen verdoppelten Protolophulus (Fejfar, 1974: Abb. 22: 29). Aber der Protolophulus ist anders als der von *E. bifidus.* Der Protolophulus I von *E. latior* mündet in den Protoconus-Hinterarm ein, dagegen mündet er bei *E. bifidus* in den Protoconus auf der Labialseite oder in den Protoconus-Vorderarm ein. Ebenso gebaut ist ein M^2 aus Giggenhausen (1952 XIX 89; Engesser, 1972: Abb. 112).

Beim M^3 der *medius*-Reihe ist nicht selten auch eine zweigeteilte Lingualgrube vorhanden. Bei der Beschreibung von *E. medius* aus Sansan wurde bereits erwähnt, daß von 101 M^3 an 5 Zähnen eine zweigeteilte Lingualgrube vorhanden ist. Aber diese Grube unterscheidet sich wesentlich von der an *E. bifidus:* die vordere entstammt einer zusätzlichen Gratverbindung, sie ist oval, und die zusätzliche Verbindung ist schwach, oder der vordere Teil der Grube ist kleiner als der hintere (Abb. 14, Fig. 6–7). Doch bei *E. bifidus* entstammt die geteilte Grube dem verdoppelten Protolophulus, sie ist im Umriß unregelmäßig und meist gleichmäßig geteilt.

Am M_1 von *E. bifidus* kann glegentlich ein nur kleiner oder ein an das Posterolophid angelehnter Hypoconid-

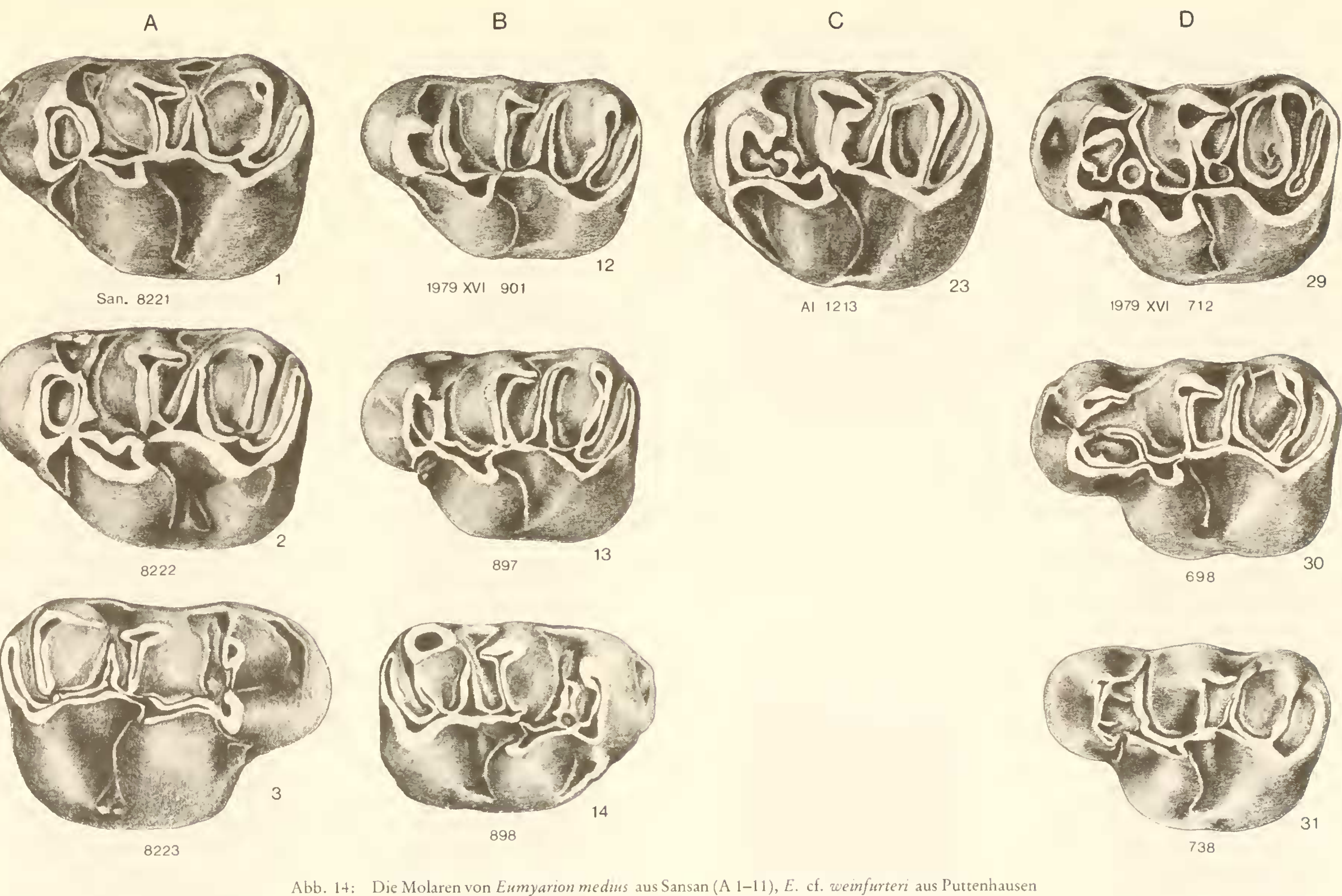


Abb. 14: Die Molaren von *Eumyarion medius* aus Sansan (A 1–11), *E.* cf. *weinfurteri* aus Puttenhausen (b 12–22), *E.* cf. *latior* aus Anwil (C 23–28) und *E. bifidus* aus Puttenhausen (D 29–39). ×25
Mit Ausnahme von A 3 (re. M^1), A 7 (re. M^3) und B 14 (re. M^1) sind alle Zähne linke.

32 775

33 778

34 834

35 848

24 Al 1221

25 Al 1224

15 920

16 929

17 951

18 944

4 8795

5 9194

6 9195

7 9196

Abb. 14 (1. Forts.)

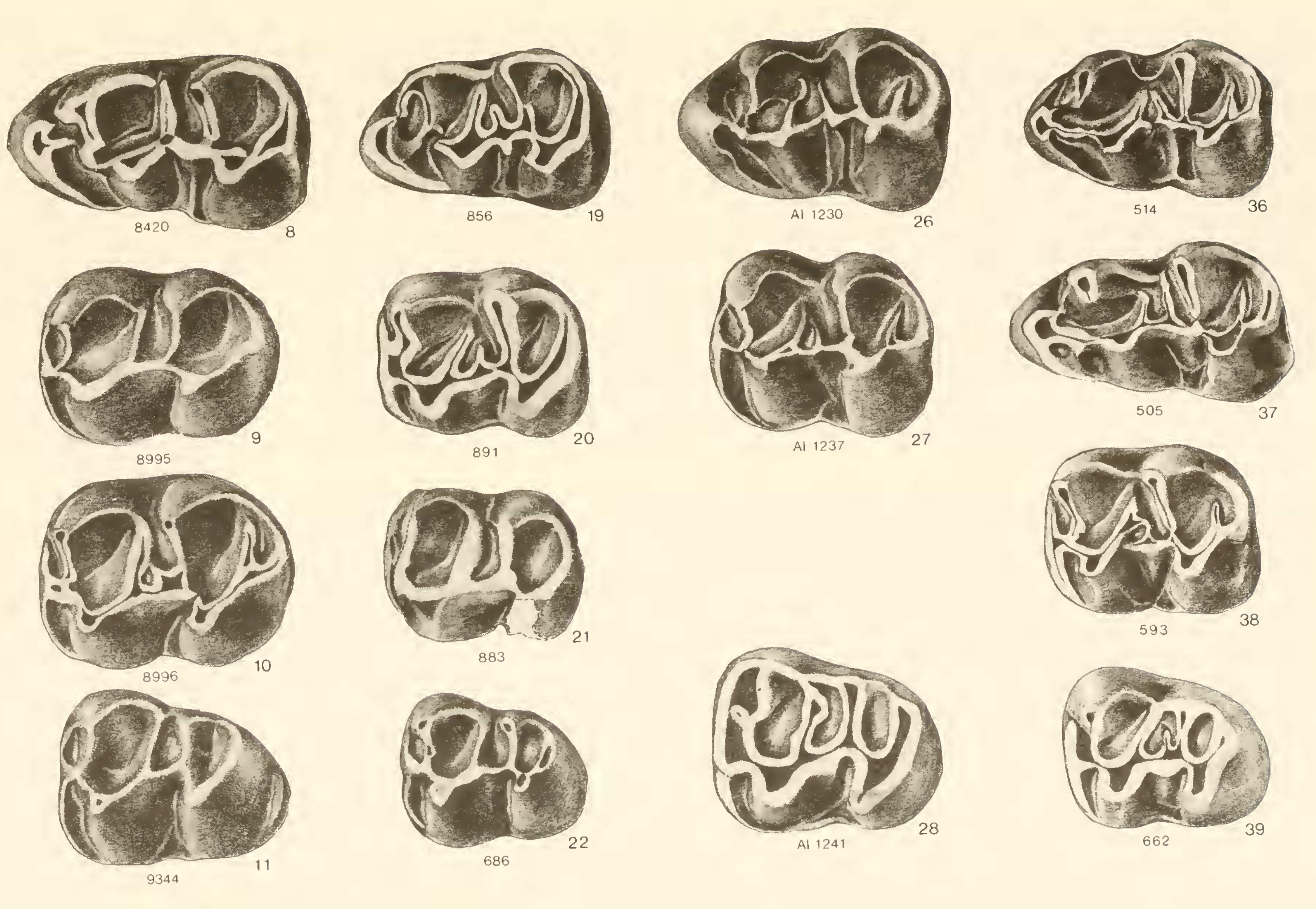


Abb. 14 (2. Forts.)

Hinterarm vorhanden sein (Taf. 1, Fig. 3, 5); gelegentlich ist ein schwaches und niedriges „Metalophulid" (Abb. 14, Fig. 36) vorhanden. Am M_1von *E. medius* ist selten auch ein gut entwickelter Hypoconid-Hinterarm vorhanden. (Taf. 1, Fig. 19) und nicht selten ein isoliertes Metaconid (Taf. 1, Fig. 16–18).

Bei M_2 und M_3 sind solche Übergänge noch stärker, und man kann die zwei Reihen nicht immer gut voneinander unterscheiden. Ich habe 6 Puttenhausener M_2, an denen ein sich an das Posterolophid anlehnender Hypoconid-Hinterarm vorhanden ist und das Mesolophid meist fehlt, zu *E.* cf. *weinfurteri* gestellt: an einigen von ihnen ist das Ectolophid nicht deutlich diagonal nach hinten hin gerichtet und der Hypoconid-Hinterarm sehr kräftig (1979 XVI 882, Taf. 3, Fig. 5). Demgegenüber habe ich einen anderen sehr ähnlichen M_2 (1979 XVI 613, Taf. 3, Fig. 2) zu *E. bifidus* gestellt wegen der stärkeren Trennung des Hypoconid-Hinterarms vom Posterolophid. Ein weiterer Zahn (1979 XVI 614, Taf. 3, Fig. 6) soll den allgemeinen Merkmalen nach *E. bifidus* zugeordnet werden; aber wegen des sich an das Posterolophid eng anlehnenden Hypoconid-Hinterarms wurde er als *E.* cf. *weinfurteri* bestimmt. Diese Beispiele belegen die Schwierigkeiten, welche bei der Bestimmung einzelner Zähne bestehen, die derartige Übergänge in der Merkmalskombination zeigen, so daß die artliche Zuordnung in Einzelfällen unsicher bleibt. Auch bei der Untersuchung des Materials von *E. medius* aus Sansan findet sich unter 100 M_2 ein Zahn, an dem ein rudimentäres Mesolophid und ein gut entwickelter, vom Posterolophid getrennter Hypoconid-Hinterarm vorhanden ist (Abb. 14, Fig. 10). Wenn keine stratigraphischen Anhaltspunkte und genügende Kenntnis der Fauna vorlägen, würde man den Zahn wahrscheinlch *E. bifidus* zuordnen.

Für M_3 ist es noch schwieriger, die zwei Formen auseinanderzuhalten. Die 103 M_3 von *E. medius* aus Sansan zeigen, daß an allen Zähnen der Protoconid-Hinterarm dem Hypolophulid parallel verläuft und nahe steht. Außerdem fehlen das Mesolophid und das Ectomesolophid; das Ectolophid verläuft diagonal nach hinten hin. Mit Ausnahme von 3 frischen Zähnen, an denen man einen sehr stark verkümmerten Hypoconid-Hinterarm beobachtet, fehlt dieser Grat. Ich betrachte diese Merkmale als typisch für die *medius*-Reihe.

Ich versuchte, die M_3 der zwei Puttenhausener *Eumyarion*-Arten auseinanderzuhalten. Wie schon beschrieben wurde, konnten sie auf zwei Formen verteilt werden. Eine ist dem *E. medius* ähnlich, die ich *E.* cf. *weinfurteri* zuordne; die andere hat einen mehr oder minder schräg rückwärts verlaufenden Protoconid-Hinterarm und nicht selten noch ein Mesolophid: diese ordne ich *E. bifidus* zu. Auch diese Bestimmung bleibt in Einzelfällen fraglich. Da an den meisten M_1 und M_2 von *E.* cf. *weinfurteri* noch ein deutliches Mesolophid vorhanden ist, sollte man erwarten, daß ein solches gelegentlich auch am M_3 vorkommt. Außerdem beobachtet man ein kurzes Mesolophid an einem M_3 von *E. leemanni* (Aguilar et al. 1979: Taf. 5, Fig. 9), an dem das Ectolophid auch diagonal nach hinten verläuft. Aber wenn alle Zähne von Puttenhausen, die ein diagonal verlaufendes Ectolophid und ein Mesolophid haben, *E.* cf. *weinfurteri* zugeordnet werden, wird die Zahl der M_3 von *E.* cf. *weinfurteri* im Vergleich zur Zahl der M_2 und M_1 verhältnismäßig zu groß. Doch zur Zeit scheint es mir vernünftig, die M_3 mit den typischen Merkmalen des *E. medius* zu *E.* cf. *weinfurteri* zu stellen, weil *E.* cf. *weinfurteri* ein naher Verwandter von *E. medius* ist und dementsprechend sein M_3 dem von *E. medius* morphologisch sehr ähnlich sein dürfte.

Trotz der oben angeführten morphologischen Übergänge kann man im Normalfall die zwei *Eumyarion*-Reihen nach der Zahnmorphologie – vor allem der oberen Molaren und M_1 – aueinanderhalten. Das Material aus Giggenhausen ist ein gutes Beispiel. Abgesehen von einem M^2 und einem M^3 stimmen die früher (Fahlbusch 1964) als *E. bifidus* bestimmten Zähne aus Giggenhausen morphologisch sehr gut mit denen der *medius*-Reihe überein. Am M_1 (1952 XVI 83, Fahlbusch, 1964: Taf. 7, Fig. 22) ist das Metalophulid vorhanden; der Hypoconid-Hinterarm lehnt sich an das Posterolophid an, und das Ectolophid verläuft diagonal nach hinten. Am M_2 (1952 XIV 81; 1952 XIV 84, Fahlbusch 1964, Taf. 7, Fig. 23; 1952 XIV 95, Fahlbusch 1964, Abb. 60c) sind ein nach hinten hin diagonal verlaufendes Ectolophid und ein sich an das Posterolophid anlehnender Hypoconid-Hinterarm vorhanden. Am M_3 (1952 XIV 280, Fahlbusch 1964, Abb. 61d; 1952 XIV 44) verläuft das Ectolophid diagonal nach hinten und der Protoconid-Hinterarm parallel dem Hypolophulid. Am M^1 (1952 XIV 209, Fahlbusch 1964, Taf. 7, Fig. 26) ist der Anteroconus kurz und jochförmig; der Anterosinus ist durch das vom Labialabhang des Anteroconus herabziehende Cingulum abgedämmt, der Mesosinus ist ebenso labialwärts geschlossen und das Protosinus-Cingulum ist vorhanden; Mesoloph und vorderer Quersporn sind kurz, der Ectoloph wenig entwickelt. Die oben erwähnten Stücke sind typische Zähne der *medius*-Reihe. Aber neben den normalen M^2 und M^3 der *medius*-Reihe gibt es noch einen M^2 und einen M^3, die morphologische Übergänge zeigen. An dem M^2 (1952 XIV 89 vgl. S.) ist, wie am M^2 von *E. latior* aus Neudorf (Spalte 2), ein verdoppelter Protolophus vorhanden, aber in einer für *E. bifidus* untypischen Ausbildung. Außerdem sind Mesoloph und Ectoloph in der für die *medius*-Reihe charakteristischen Weise gebaut. An dem M^3 (1952 XIV 99, Fahlbusch 1964, Abb. 62d) ist die Lingualgrube geteilt, aber unvollständig, und oval; der Mesoloph ist ganz kurz, der Ectoloph fehlt. So soll auch er zur *medius*-Reihe gestellt werden. Der Morphologie und den Maßen nach sind die Zähne als *E. latior* zu bestimmen.

Aufgrund der zwei Formen aus Puttenhausen – *E. bifidus* und *E.* cf. *weinfurteri* – und der weiteren *Eumyarion*-Arten ist die Auffassung von Fahlbusch über die zwei Entwicklungsreihen innerhalb der Gattung *Eumya-*

rion in Europa klar belegt. Die zwei Formen bzw. Entwicklungsreihen unterscheiden sich im wesentlichen durch die Morphologie der Zähne, vor allem der oberen Molaren und des unteren M_1, obwohl morphologische Übergänge nicht selten erscheinen. Die zwei Reihen bestanden bereits im unteren Miozän (MN 4), d. h. der Vorgang der Aufspaltung dieser Gattung in zwei Reihen erfolgte bereits vorher. Nach DE BRUIJN et al. (1979) ist *E. weinfurteri* bereits in Aliveri/Griechenland (MN 3) vorhanden. Die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Formen sind die Vertreter der zwei Reihen in der OSM Bayerns. Dort lebte *E. bifidus* bis MN 7? (Oggenhof) und *E.* cf. *weinfurteri* bis MN 6 (Sandelzhausen, Roßhaupten, Jettingen). In Oggenhof (MN 7?) trat eine zwischen *E. weinfurteri* und *E. latior* stehende Form auf. In MN 8 (Giggenhausen) lebte nur noch der größere *E. latior.*

2.4 *NEOCOMETES*
SCHAUB & ZAPFE, 1953

Neocometes sp.
(Abb. 15)

Material und Maße:

1 M^3 re. 1979 XVI 1619 1,40×1,18

Beschreibung und Vergleiche (bei der Beschreibung des Zahnes übernehme ich die von FAHLBUSCH [1966: 121] verwendete Terminologie):

Die hintere Zahnhälfte ist reduziert und abgerundet. Der Zahn ist so stark abgekaut, daß keine Spur der Synklinale Ia zu sehen ist. Die Synklinalen I und II verlaufen transversal, die vordere ist infolge der Abkauung unterbrochen, die letztere lingual stark nach hinten umgebogen und labial geschlossen. Die etwa halblangen Synklinalen II und IV verlaufen schräg rückwärts. Größenmäßig liegt der Zahn im unteren Variationsbereich von *Neocometes brunonis.*

Soweit bislang bekannt, ist *Neocometes* eine von MN 3 (vgl. DE BRUIJN & MOLTZER 1974) bis MN 8 auftretende europäische Gattung, von der zwei Arten beschrieben wurden: *Neocometes brunonis* SCHAUB & ZAPFE, 1953 (Typlokalität: Neudorf, Spalte I) und *Neocometes similis* FAHLBUSCH, 1966 (Typlokatität: Erkertshofen/Bayern). Die beiden Arten sind morphologisch sehr ähnlich, jedoch ist *N. similis* wesentlich kleiner als *N. brunonis.* Die Variationsbereiche der zweiten und dritten Molaren beider Arten überschneiden sich nur im geringen Umfang (FAHLBUSCH 1966: 127). 1974 beschrieb FEJFAR 5 Einzelzähne (1 M_2, 1 M_3, 2 M^1 und 1 M^2) aus Franzensbad. Größenmäßig liegen die M^1 und M^2 im Übergangsbereich der beiden Arten, die zwei unteren Molaren im untersten Größenbereich von *N. brunonis* (FEJFAR 1974: Abb. 35). Unter Berücksichtigung der Morphologie der M^1 bestimmte FEJFAR (1974: 171) diese als *Neocometes* cf. *similis.*

Aus Maßendorf (SCHÖTZ 1981), dessen Alterseinstufung durch das Auftreten von *Anomalomys minor* in MN 5 erfolgte, beschrieb SCHÖTZ neues Material von *N. similis.* Abgesehen von einem M_1, dessen Maße im unteren Variationsbereich von *N. brunonis* liegen, stimmen die Maße der vorderen zwei oberen und unteren Molaren gut mit denen von *N. similis* überein. Jedoch liegen die Maße von M^3 im untersten Variationsbereich von *N. brunonis* und obersten Variationsbereich von *N. similis,* die von M_3 zwischen den Variationsbereichen beider Arten.

Die bisherigen Belege von *Neocometes* lassen eine Größenzunahme der Zähne vom unteren Miozän (MN 3) bis zum oberen Mittelmiozän (MN 8) erkennen, doch bleibt die Zahnmorphologie im Prinzip unverändert. Die kleine Art *N. similis* beschränkt sich auf MN 3 (Rubielos de Mora II, DE BRUIJN & MOLTZER 1974), MN 4 (Erkertshofen, Dolnice 1–3, Vogelsberg/Hessen) und MN 5 (Franzensbad, Maßendorf), die große auf MN 6 (Neudorf Spalte 1 und 2) und MN 8 (Anwil).

Die normalerweise sehr seltene Gattung *Neocometes* ist in Puttenhausen nur durch einen sehr stark abgekauten M^3 belegt. Eine artliche Zuordnung dieses Zahnes ist auch nach den Maßen nicht möglich. Aber das Auftreten von *Anomalomys minor* läßt die Puttenhausener Fauna altersmäßig in MN 5 einstufen. Da *N. similis* bisher nur bis MN 5 bekannt ist (SCHÖTZ 1981), ist es wahrscheinlich, daß der Puttenhausener Zahn diese Art dokumentiert.



1979 XVI 1619

Abb. 15: *Neocometes* sp. aus Puttenhausen. re. M^3. ×25

2.5 *ANOMALOMYS*
GAILLARD, 1900
Anomalomys minor FEJFAR, 1972
(Abb. 16)

1972 *Anomalomys* nov. sp. – CICHA, FAHLBUSCH & FEJFAR: S. 136, Tab. 2.
1972 *Anomalomys minor* nov. sp. – FEJFAR: S. 168–193, Abb. 1–5.
v1980 *Anomalomys minor* FEJFAR, 1972 – SCHÖTZ: S. 119–132, Abb. 1–5.

Material und Maße:

1 M^1 sin. 1979 XVI 1620 1,35×0,91

Beschreibung und Vergleich (bei der Beschreibung des Zahnes übernehme ich die von FEJFAR [1972] verwendete Terminologie):

Der Zahn ist nur wenig abgekaut, seine äußere vordere Ecke und die Wurzeln sind abgebrochen. Die Zahnkrone ist deutlich brachyodont. Die Vorderknospe ist labial mit dem vorderen Quersporn verschmolzen, so daß die Synklinale Ia geschlossen ist. Die Synklinalen I und II, bei denen die labiale Zahnwand halb eingeschnitten ist, sind labial teilweise offen (Abb. 16c). Das Vorjoch ist lingual eingeschnürt und mündet in den Längsgrat ein. Das labiale Ende des Mesolophs ist niedriger als Paraconus und Metaconus und verbindet sich rückwärts mit dem Metaconus; lingualwärts mündet der Mesoloph in den Längsgrat ein. Das Nachjoch biegt lingual stark nach hinten um und ist mit dem Schlußcingulum verbunden. Der Metaconus ist rückwärts mit dem Schlußcingulum verschmolzen. Die Synklinalen II und IV sind labial geschlossen. Der Längsgrat, der vorne in den Protoconus-Hinterarm einmündet, verläuft fast parallel zu den Seitenrändern des Zahnes. Der Protoconus ist länglich ausgezogen. Die linguale Synklinale ist stark nach vorne gebogen. Die noch wenig usierten Quergrate zeigen an mehreren Stellen leichte Einschnürungen.

Der Puttenhausener M^1 ist kleiner als alle bisher bekannten M^1 dieser Art; morphologisch ähnelt er sehr dem von SCHÖTZ (1980, Abb. 1, Fig. 1) abgebildeten Zahn aus Maßendorf. Auch an jenem Zahn ist die Vorderknospe labial mit dem vorderen Quersporn verschmolzen, sein Metaconus steht rückwärts mit dem Schlußcingulum in Verbindung und das Nachjoch biegt lingual stark nach hinten um und mündet in das Schlußcingulum ein.

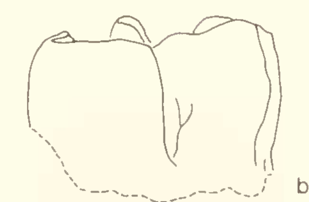
Anomalomys ist eine seltene Gattung im Miozän Europas, von der drei Arten beschrieben wurden. Die drei Arten unterscheiden sich im wesentlichen durch die Größe und Höhe der Zahnkrone voneinander, beschränken sich auf verschiedene miozäne Zeiträume und zeigen eine kontinuierliche Entwicklung – zunehmende Größe, Hypsodontie und morphologische Vereinfachung – in der Reihe: *A. minor – gaudryi – gaillardi* (vgl. FEJFAR 1972: 183). *A. minor* ist durch kleine und niederkronige Molaren charakterisiert und beschränkt sich stratigraphisch auf Ottnang und Karpat (= Säugetier-Einheit MN 4 und MN 5). *A. gaudryi* ist größer und mesodont und tritt erst im Baden (= MN 6) auf. Die größte und hochkronige Art *A. gaillardi* erscheint erst im Unterpannon (= MN 9).

Aufgrund der geringen Größe und deutlich brachyodonten Zahnkrone sowie nach der Morphologie gehört der Puttenhausener M^1 zweifellos zu *Anomalomys minor*.

Außer dem hier beschriebenen Zahn war *A. minor* früher bereits aus den folgenden Fundstellen bekannt: Franzensbad, Langenmoosen und Undorf (FEJFAR 1972); Niederaichbach und Maßendorf (SCHÖTZ 1980); Vieux-Collonges (CICHA, FAHLBUSCH & FEJFAR 1972, Tab. 2). Die ältesten Faunen, in denen *A. gaudryi* auftritt, sind die von Neudorf (FEJFAR 1972) und Sansan (?) (CICHA et al. 1972), die in MN 6 gestellt werden.

Die Faunen von Franzensbad und Langenmoosen gehören altersmäßig sicher MN 5 an. Andererseits ist *A. minor* bisher aus keiner Fauna bekanntgeworden, deren Einstufung in MN 6 gesichert ist. Für die Fundstellen Undorf, Maßendorf und Niederaichbach konnte daher (SCHÖTZ 1980) aus dem Vorkommen von *A. minor* einerseits und dem Fehlen von für MN 6 charakteristischen Arten andererseits eine Zuordnung zu MN 5 vorgenommen werden. Aus den gleichen Gründen wird auch die Fauna von Puttenhausen in MN 5 eingestuft.





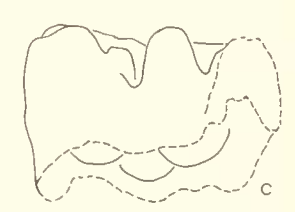


Abb. 16: *Anomalomys minor* FEJFAR aus Puttenhausen. li. M^1. ×25 a. von occlusal; b. von lingual; c. von labial.

3. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden die Cricetiden (5 Gattungen mit 8 Arten) aus der Puttenhausener Fauna untersucht. Innerhalb der Gesamtzahl der Einzelzähne (ca. 2500) machen die 1125 Molaren von Cricetiden ca. 45% aus. Darunter sind *Eumyarion bifidus*, *Democricetodon gracilis* und *Democricetodon mutilus* am häufigsten:

Democricetodon gracilis	318 Einzelzähne	ca. 28%
D. mutilus	229 Einzelzähne	ca. 20%
Megacricetodon germanicus	108 Einzelzähne	ca. 10%
M. sp.	6 Einzelzähne	
Eumyarion bifidus	341 Einzelzähne	ca. 30%
E. cf. *weinfurteri*	121 Einzelzähne	ca. 11%
Neocometes sp.	1 Einzelzahn	
Anomalomys minor	1 Einzelzahn	

Das Studium der Cricetiden lieferte folgende Ergebnisse:

1. In Puttenhausen liegen zwei gut trennbare Arten von *Eumyarion* vor: *E. bifidus* und *E.* cf. *weinfurteri*. Die zwei Arten repräsentieren zwei Entwicklungsreihen dieser Gattung: *bifidus*-Reihe und *medius*-Reihe, die sich durch die Morphologie der Molaren, vor allem der Oberkieferzähne und M_1, voneinander unterscheiden.

Die Variabilität von *Eumyarion* ist morphologisch und größenmäßig so groß, daß die extremen Typen einer Art denen anderer Arten ähnlich sind. Manche M_2 und M_3 kann man nur schwer einer bestimmten Art zuordnen.

Die M_1 von *E. bifidus* aus Puttenhausen sind morphologisch etwas primitiver als die aus Sandelzhausen. *E.* cf. *weinfurteri* ist der Vorfahre von *E. medius* und nimmt ein Entwicklungsstadium zwischen *E. weinfurteri* (sensu Fejfar) und *E. medius* ein.

2. *Democricetodon* ist in Puttenhausen durch zwei Arten belegt: *D. gracilis* und *D. mutilus*. Sie stimmen morphologisch und metrisch sehr gut mit den früher bekannten Belegen aus der OSM Bayerns und Franzensbad überein. *D. gracilis* aus Puttenhausen liefert Hinweise für die Vermutung, daß der Langenmoosener *D. gracilis* der Vorfahre des *D. vindobonensis* von Neudorf ist. Der Puttenhausener *D. gracilis* repräsentiert ein Entwicklungsstadium zwischen *D. gracilis* aus Langenmoosen und *D. vindobonensis* aus Neudorf.

3. Die von Aguilar aufgestellte Art *Megacricetodon germanicus* (Aguilar 1980) ist in Puttenhausen gut belegt. Somit tritt diese Art erstmals an der Wende MN 5/6 auf und besitzt eine wesentlich weitere stratigraphische Verbreitung als bisher angenommen wurde. Das Auftreten des *M. germanicus* in Puttenhausen läßt die bisherige Vorstellung über die Entwicklungsgeschwindigkeit dieser Artenreihe verändern: Die Größenzunahme von *M. bavaricus* zu *M. germanicus* (in der OSM Bayerns bisher als *M.* aff. *bavaricus* bezeichnet und an mehreren Fundorten mit zunehmender Größe belegt) erfolgte nicht kontinuierlich von MN 5–8, sondern bereits im höheren Teil der MN 5. Aus dem Auftreten dieser Art in der Puttenhausener Fauna geht hervor, daß sie jünger als die Fauna von Langenmoosen ist.

4. Der einzige M^1 von *Anomalomys* gehört seiner Größe und Kronenhöhe nach zweifellos der Art *Anomalomys minor* an, die bisher nur von altersmäßig in MN 5 eingestuften Fundstellen bekannt ist.

5. Die artliche Zugehörigkeit des einzigen M^3 von *Neometes* ist nach der Morphologie und den Maßen nicht sicher. Wegen des Vorkommens von *Anomalomys minor* ist seine Zugehörigkeit zu *Neocometes similis* wahrscheinlich.

Für die stratigraphische Einstufung der Puttenhausener Fauna ergibt sich aus der Untersuchung der Cricetiden folgendes: Sie ist einerseits jünger als die Fauna von Langenmoosen, andererseits älter als diejenigen von Sandelzhausen und Neudorf. Sie ist damit an die Wende MN 5/6 oder wahrscheinlich in MN 5 zu stellen. Dieser Alterseinstufung entsprechen auch die übrigen Elemente der Fauna.

4. SCHRIFTENVERZEICHNIS

AGUILAR, J.-P. (1980): Nouvelle interpretation de l'evolution du genre *Megacricetodon* au cours du Miocène. – Palaeovertebrate, Mem. Jubil. R. Lavocat, 335–364, 1 Tab.; Montpellier.

— — AUGUSTI, J. & GIBERT, J. (1979): Rongeurs Miocènes dans le Valles-Penedes, 2. Les Rongeurs de Castell de Barbera. – Palaeovertebrate, 9 (1): 17–30, 3 Taf.; Montpellier.

— — & CLAUZON G. (1979): Un gisement à mammifères dans le formation lacustre d'âge Miocène moyen du Collet Redon près de St-Cannat (Bouches-du-Rhone). Implications stratigraphique. – Palaeovertebrate, 8 (5): 327–341, 2 Abb., 1 Taf.; Montpellier.

BAUDELOT, S. (1972): Etude des Chroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse, Univ. Toulouse, 496: 1–364, 90 Abb., 16 Taf., 32 Tab.; Toulouse.

BRUJIN, H. DE & VAN DER MEULEN, A. J. (1979): A review of the Neogene Rodent succession in Greece. – Ann. Géol. Pays Hellén., Tome hors série, 1979 (1): 207–217; Athen.

— — & MOLTZER, J. G. (1974): The Rodents from Rubielos de Mora; the first evidence of the existence of different biotopes in the early Miocone of Eastern Spain. – Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet., B, 77 (2): 129–145, 3 Abb., 3 Taf.; Amsterdam.

BULOT, C. (1972): Les Cricétidés (Rodentia) de Bézian (Gers). – Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 108 (3–4): 349–356, 3 Abb.; Toulouse.

— — (1978): Un nouvel *Eumyarion* (Rodentia, Mammalia) du Miocène de Bézian près de la Romieu (Gers). – Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse, 114 (3–4): 373–381, 13 Abb.; Toulouse.

CICHA, I., FAHLBUSCH, V. & FEJFAR, O. (1972): Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 140 (2): 129–145, 2 Tab.; Stuttgart.

DAAMS, R. & FREUDENTHAL, M. (1974): Early Miocene Cricetidae (Rodentia, Mammalia) from Bunol (Prov. Valencia, Spain). – Scripta Geol. 24: 1–19, 7 Abb., 2 Taf.; Leiden.

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. Naturforsch. Ges. Baselland, 28: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.

— — (1979): Relationships of some insectivores and rodents from the Miocone of North America and Europe. – Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 14: 5–45, 20 Taf.; Pittsburgh.

— — MATTER, A. & WEIDMANN, M. (1981): Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). – Eclogae geol. Helv., 74: 893–952, 29 Abb., 1 Tab.; Basel.

FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F. 118: 1–136, 67 Abb., 7 Taf.; München.

— — (1966): Cricetidae (Rodentia, Mamm.) aus der mittelmiozänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 6: 109–131, 6 Abb., 1 Taf.; München.

— — (1976): Report on the International Symposium on mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr., 5 (2/3): 160–167, 1 Tab.; Berlin/Stuttgart.

— — & WU WENYU (1981): Puttenhausen: Eine neue Kleinsäuger-Fauna aus der oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 21: 115–119; München.

FEJFAR, O. (1972): Ein neuer Vertreter der Gattung *Anomalomys* GAILLARD, 1900 (Rodentia, Mammalia) aus dem europäischen Miozän (Karpat). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 141 (2): 168–193, 6 Abb.; Stuttgart.

— — (1974): Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. – Palaeontographica, Abt. A, 146: 100–180, 35 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

FREUDENTHAL, M. (1963): Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. – 1–107, 38 Abb., 1 Taf.; Wageningen.

— — & FAHLBUSCH, V. (1969): *Cricetodon minor* LARTET, 1851 (Mammalia, Rodentia): Request for a decision on interpretation. Z. N. (S.) 1854. – Bull. Zool. Nomencl., 25 (4/5): 178–183; London.

HARTENBERGER, J.-L. (1965): Les Cricetidae (Rodentia) de Can Llobateres (Néogène d'Espagne). – Bull. Soc. géol. France, 7 (7): 487–498, 1 Abb.; Paris.

KOWALSKI, K. (1967): Rodents from the Miocene of Opole. – Acta Zool. Cracoviensia, 7 (1): 1–18, 7 Taf.; Krakow.

MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. – Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1–797.

MAYR, H. (1979): Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. – Diss. Univ. München (Fotodruck): 380 S., 18 Taf.; München.

MEIN, P. (1958): Les mammifères de la faune sidérolitique de Vieux-Collonges. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 5: 1–122, 172 Abb.; Lyon.

— — & FREUDENTHAL, M. (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Teriaire de l'Europe. – Scripta Geol., 2: 1–37, 2 Taf.; Leiden.

— — & FREUDENTHAL, M. (1971): Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) de Néogène Moyen de Vieux-Collonges. Partie 1: Le Genre *Cricetodon* LARTET, 1851. – Scripta Geol. 5: 1–38, 13 Abb., 6 Taf.; Leiden.

SCHAUB, S. (1925): Die Hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. – Abh. schweiz. paläont. Ges. 45 (3): 1–110, 15 Abb., 5 Taf.; Basel.

— — & ZAPFE, H. (1953): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSSR). Simplicidentata. – Sitz-Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. 1, 162 (3): 181–215, 5 Abb., 3 Taf.; Wien.

SCHÖTZ, M. (1980): *Anomalomys minor* FEJFAR, 1972 (Rodentia, Mammalia) aus zwei jungtertiären Fundstellen Niederbayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Geol., 20: 119–132, 6 Abb.; München.

— — (1981): Erste Funde von *Neocometes* (Rodentia, Mammalia) aus der Molasse Bayerns. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 21: 97–114, 8 Abb., 1 Tab.; München.

TOBIEN, H. (1977): Ein Gewöllrest mit *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Öhningen (Baden-Württemberg). – Ber. Naturf. Ges. Freiburg, 67: 359–369, 1 Abb., 1 Tab.; Freiburg.

WOOD, A. E. & WILSON R. W. (1936): A suggested Nomenclature for the Cusps of the Cheek Teeth of Rodents. – Journ. Paleont. 10 (5): 388–391, 2 Abb.; Menasha.